

**Ökologie und Lebensweise
der primitiven Myrmicine
Stenamma westwoodi Westwood 1840
(Hymenoptera, Formicidae)**

Gerwig Lawitzky

Disbui. München
1988

Ökologie und Lebensweise der primitiven Myrmicine
Stenamma westwoodi Westwood 1840 (Hymenoptera, Formicidae)

Dissertation der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von Gerwig Lawitzky

aus Kempten/Allgäu

Juli 1968

1. Berichterstatter: Prof. Dr. M. Renner
2. Berichterstatter: Prof. Dr. E. Fittkau
Tag der mündlichen Prüfung: 5.12.1988

DANKSAGUNG

Mein besonderer Dank gilt Herrn Professor Dr. M. Renner, der mir die vorliegenden Untersuchungen ermöglichte und meine Arbeit mit konstruktiver Kritik und steter Hilfsbereitschaft begleitete sowie Herrn Professor Dr. E. Fittkau (Zoologische Staatssammlung München), der mir im Gespräch zahlreiche wertvolle Anregungen gab.

Frau I. Graber (Zoologische Staatssammlung München) übersetzte die russische, polnische und tschechische Literatur ins Deutsche. Herr C. Grosse und Frau U. Weinhardt (Anatomische Anstalt der Universität München) unterstützten mich bei den REM-Aufnahmen. Frau Dr. D.I. Kahlau (Landesuntersuchungsamt für das Gesundheitswesen Südbayern) führte die mykologischen Untersuchungen durch. Herr Dr. K. Schönitzer (Universität München) gab mir viele hilfreiche Hinweise.

Ihnen möchte ich an dieser Stelle danken.

Für ihre Geduld bei den Schreifarbeiten danke ich Frau M. Ziegler (München).

INHALT

Seite

1. Einleitung	1
2. Zielsetzung	2
3. Methodik	3
4. Ergebnisse	4
5. Diskussion	5
6. Zusammenfassung	6
7. Literaturverzeichnis	7
8. Anhang	8
9. Glossar	9
10. Index	10
11. Meinen Eltern	11
12. Danksagung	12
13. Schlusswort	13
14. Impressum	14
15. Kontakt	15
16. Impressum	16
17. Impressum	17
18. Impressum	18
19. Impressum	19
20. Impressum	20
21. Impressum	21
22. Impressum	22
23. Impressum	23
24. Impressum	24
25. Impressum	25
26. Impressum	26
27. Impressum	27
28. Impressum	28
29. Impressum	29
30. Impressum	30
31. Impressum	31
32. Impressum	32
33. Impressum	33
34. Impressum	34
35. Impressum	35
36. Impressum	36
37. Impressum	37
38. Impressum	38
39. Impressum	39
40. Impressum	40
41. Impressum	41
42. Impressum	42
43. Impressum	43
44. Impressum	44
45. Impressum	45
46. Impressum	46
47. Impressum	47
48. Impressum	48
49. Impressum	49
50. Impressum	50

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. EINLEITUNG	1
1.1 Allgemeines	1
1.2 Systematik und Taxonomie	4
1.3 Verbreitung	6
2. MATERIAL UND METHODE	9
2.1 Untersuchungsgebiet	9
2.1.1 Lage und Begrenzung	9
2.1.2 Geologie und Meteorologie	9
2.2 Freilanduntersuchungen	9
2.2.1 Ermittlung vorhandener Formicidenarten	9
2.2.2 Quantitative Erfassung der <u>S. westwoodi</u> -Kolonien	12
2.3 Laborkolonien	12
2.4 Kontrolle und Registrierung	13
2.5 Untersuchung einzelner Individuen	15
2.6 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen	15
2.7 Mykologische Untersuchungen	15
3. ERGEBNISSE	16
3.1 Ökologische Charakterisierung des Untersuchungsgebietes	16
3.1.1 Untergrund und Boden	16
3.1.2 Vegetation	16
3.1.3 Fauna	17
3.1.3.1 Bodenfauna	17
3.1.3.2 Andere Formicidenarten	18
3.2 <u>S. westwoodi</u> : Ökologie	19
3.2.1 Habitat und Nistplatz	19
3.2.2 Nestkonstruktion	22
3.2.3 Nestabstand und Koloniendichte	24
3.2.4 Nestklima und Präferenztemperatur	25
3.2.5 Koloniegröße und -zusammensetzung	28
3.2.6 Synöken	35
3.2.6.1 Tierische Synöken	35
3.2.6.2 Pilze	35

	Seite
3.2.7 Konkurrenten und Feinde	36
3.2.7.1 Konkurrenten	36
3.2.7.2 Freßfeinde	37
3.2.7.3 Mykosen	37
3.3 <u>S. westwoodi</u> : Lebensweise	38
3.3.1 Jahreszeitliche Periodik	38
3.3.2 Überwinterung	40
3.3.3 Ernährung	40
3.3.3.1 Nahrungsrevier	40
3.3.3.2 Nahrungsspektrum	41
3.3.3.3 Jagdmethoden	42
3.3.4 Sozialverhalten	45
3.3.4.1 Körperpflege	45
3.3.4.2 Brutpflege	45
3.3.4.3 Verteilung der Nahrung	46
3.3.4.4 Abfallbeseitigung	48
3.3.4.5 Alarm und Verteidigung	49
3.3.5 Fortpflanzungsbiologie	50
3.3.5.1 Hochzeitsflug und Paarung	50
3.3.5.2 Koloniegründung und -entwicklung	54
4. DISKUSSION	57
4.1 Ökologie	57
4.1.1 Verbreitung	57
4.1.1.1 Verbreitungsgeschichte der Gattung <u>Stenamma</u>	57
4.1.1.2 Verbreitung von <u>S. westwoodi</u>	57
4.1.1.3 Verbreitung anderer <u>Stenamma</u> -Spezies	59
4.1.1.4 Verbreitungshöhe	59
4.1.2 Habitat	60
4.1.2.1 Habitatcharakteristika	60
4.1.2.2 Habitat von <u>S. westwoodi</u>	61
4.1.2.3 Habitate anderer <u>Stenamma</u> -Spezies	62
4.1.3 Nistplatz und Nestkonstruktion	65
4.1.3.1 Nistplatz	65
4.1.3.2 Lokalisierung der Nester	68
4.1.3.3 Nestkonstruktion	69
4.1.3.4 Nestklima und mikroklimatische Präferenz	72

4.1.3.4.1	Nesttemperatur und -feuchtigkeit	72
4.1.3.4.2	Mikroklimatische Präferenz	73
4.1.4	Koloniegröße und -zusammensetzung	74
4.1.4.1	Koloniegröße	74
4.1.4.2	Zusammensetzung der Kolonien	77
4.1.4.2.1	Königinnen	77
4.1.4.2.2	Älaten	78
4.1.4.2.3	Brut	80
4.1.4.2.4	"Abnorme Kolonien"	80
4.1.5	Synöken	81
4.1.5.1	Tierische Synöken	81
4.1.5.2	Pilze	82
4.1.6	Konkurrenz und Territorialität	83
4.2	<u>S. westwoodi</u> : Lebensweise	85
4.2.1	Ernährung	85
4.2.1.1	Nahrungssuche	85
4.2.1.2	Nahrungsrevier	86
4.2.1.3	Nahrungsspektrum	86
4.2.2	Sozialverhalten	88
4.2.2.1	Intra- und interspezifisches Verhalten	88
4.2.2.2	Verteilung der Nahrung	91
4.2.2.3	Brutpflege	92
4.2.3	Fortpflanzungsbiologie	94
4.2.3.1	Hochzeitsflug und Paarung	94
4.2.3.2	Koloniegründung	97
4.2.3.3	Kolonieentwicklung	99
5.	ZUSAMMENFASSUNG	101
6.	LITERATURVERZEICHNIS	103
7.	ANHANG	110
7.1	Pflanzensoziologie "Isarinsel Oberföhring"	110
7.2	Liste der erwähnten Formicidenarten	112



Legende:

♀=Arbeiterin

♀=Vollweibchen, Königin

♂=Männchen

1. EINLEITUNG

1.1 Allgemeines

Stenamma ist eine der primitivsten Gattungen der Formicidenunterfamilie Myrmicinae. Sie hat ein erdgeschichtlich beträchtliches Alter: Mit zwei ♂♂ der Art S. berendti ist sie bereits in der Fauna des baltischen Bernsteins (Alter: ca. 60 Millionen Jahre) vertreten (STITZ 1939; SMITH 1957; KUTTER 1977; GÜSSWALD 1985).

Zwar liegen einige grundlegende Arbeiten zu Taxonomie und Verbreitung der palaearktischen (ARNOLDI 1928, 1975; YASUMATSU und MURIKAMI 1960; KUTTER 1971) und der nearktischen (CREIGHTON 1950; SMITH 1957; SNELLING 1973) Stenamma-Arten vor, auch gibt es mehrere Veröffentlichungen zur Ökologie der nearktischen Spezies (SMITH 1957; TALBOT 1957, 1965, 1975; KANOWSKI 1958; FRANCOEUR 1965; LETENDRE und PILON 1973; VAN PELT 1983). Arbeiten zur Ökologie der palaearktischen Arten existieren jedoch genauso wenig, wie detaillierte Untersuchungen über Lebensweise und Verhalten von Vertretern dieser stammesgeschichtlich interessanten Ameisengattung.

Die wenigen Informationen zur Lebensweise von Stenamma-Arten basieren größtenteils nur auf zufälligen Beobachtungen oder gar Vermutungen (CREIGHTON 1950; SMITH 1957; KANOWSKI 1958). Dies gilt in besonderem Maße auch für S. westwoodi, dem einzigen Vertreter dieser Gattung in Mitteleuropa (STITZ 1939; BERNARD 1968; KUTTER 1971, 1977; COLLINGWOOD 1979). Ein Grund dafür ist sicher, daß sie - wie die anderen Vertreter der Gattung - zwar eine leicht identifizierbare (KUTTER 1971), aber gleichzeitig unauffällige, kleine Ameisenart ist (siehe unten), die aufgrund ihrer sehr verborgen angelegten Nester und ihrer zurückgezogenen Lebensweise nur schwer zu finden ist (CREIGHTON 1950; SMITH 1957; FRANCOEUR 1965; KUTTER 1971; BUSCHINGER 1978; COLLINGWOOD 1979).

Einige Angaben zur Lebensweise von S. westwoodi finden sich bei DONISTHORPE (1927) und STITZ (1939). Kurze Hinweise, die sich vor allem auf Habitat, Nistort und Schwärmzeiten beziehen, sind auch in Bestimmungswerken zu finden (ANDRÉ 1881; EMERY 1908; STITZ 1939; BERNARD 1968; BARONI URBANI 1971; KUTTER 1977;

VAN BOVEN 1977, 1986; COLLINGWOOD 1979; DE BOER 1983; MABELIS 1983) sowie in faunistischen Arbeiten (SOUDEK 1922a, b; HÜLZEL 1966, BARONI URBANI 1968/69; KARAFIAT 1970; BUSCHINGER 1975, 1979; KVAMME und BAKKE 1977; SCHOLL et al. 1986, unveröffentlicht).

In der vorliegenden Arbeit wurden nun erstmals Ökologie und Lebensweise einer Stenamma- Art im Detail untersucht. S. westwoodi steht der fossilen S. berendti (siehe oben) aufgrund des Typs ihrer Flügeladerung zwar nicht so nahe wie beispielsweise die nearktische S. brevicorne (SMITH 1957), die Untersuchung ihrer Lebensweise kann jedoch trotzdem Aufschluß geben über Ökologie und Verhalten dieser stammesgeschichtlich sehr alten Gattung sowie über die Lebensweise der primitivsten Myrmicinen.

Stenamma-Spezies sind in Formicidensammlungen meist nur sehr selten vertreten (ARNOLDI 1975) - in der Zoologischen Staatssammlung München beispielsweise nur durch zwei Arten mit je einem Exemplar. Von vielen Arten wurden bisher nur einzelne Individuen gefunden (BERNARD 1968; SCHEMBRI und COLLINGWOOD 1983); die männlichen Geschlechtstiere vieler Spezies sind noch unbekannt (ARNOLDI 1975). Viele Stenamma-Arten blieben bis vor kurzem unentdeckt, weil sie in ihrer Verbreitung auf engbegrenzte Gebiete beschränkt sind (ARNOLDI 1975).

Auch von S. westwoodi findet man im Gelände oft nur einzelne Exemplare, während die Nester nicht zu lokalisieren sind (KUTTER 1971; BUSCHINGER 1978; COLLINGWOOD 1979).

Wie andere Spezies der Gattung gilt S. westwoodi, trotz weiter geographischer Verbreitung, als "selten" (WASMANN 1906; ARNOLDI 1928; KUTTER 1971; BUSCHINGER 1975; COLLINGWOOD 1979; MABELIS 1983; SCHEMBRI und COLLINGWOOD 1983). BACHMAIER et al. (1983) führen sie in der "Roten Liste bedrohter Tiere in Bayern" (1983) als "stark gefährdet" und mit "von Natur aus seltenem Vorkommen" auf.

Untersuchungen zur Lebensweise dieser Ameisenart wurden sicher auch durch ihr zerstreutes Vorkommen (STITZ 1939) erschwert. Größere Populationen scheinen selten zu sein, wodurch meist nicht genügend Untersuchungsmaterial zur Verfügung steht.

Die vorliegende Untersuchung wurde durch den Fund zweier Vorkommen von S. westwoodi mit relativ hoher Koloniedichte und außer-



Abb. 1: S. westwoodi - ♀
 a) von der Seite
 b) von oben
 Beachte die kleinen
 Augen und den lang-
 gestielten Petiolus
 (Pfeile)!

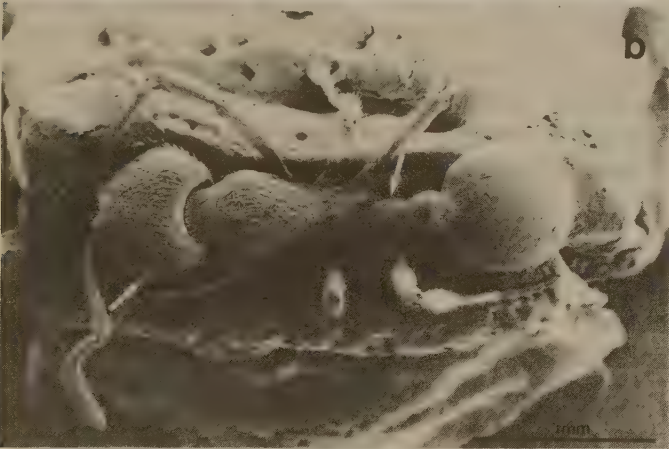


Abb. 2: Die drei Kasten von
S. westwoodi :
 oben ♂, mitte Alt-♀,
 unten zwei ♀♀.

gewöhnlich leicht zugänglichen Nestern ermöglicht. Parallel zu den Freilanduntersuchungen, die sich über einen Zeitraum von zwei Jahren erstreckten, erfolgten Versuche an in Kunstnestern gehaltenen Kolonien. Anhand dieser Laborvölker gelang es auch erstmalig, die Kolonieentwicklung einer Stenamma-Art von der Aufzucht der Geschlechtstiere bis zur Koloniengründung und dem Auftreten der ersten ♀♀ zu dokumentieren.

Wie die anderen Stenamma-Arten (STITZ 1939; SMITH 1957; TALBOT 1957, 1965; FRANCOEUR 1965; BERNARD 1968) ist auch S. westwoodi eine kleine Ameise mit 3-3,7mm langen, monomorphen ♀♀, die, wie die 4-4,6mm langen ♀♀, rötlich bis dunkelbraun gefärbt sind. Die Körperlänge der schwärzlichen ♂♂ liegt bei ca. 3,5mm. Die Spezies hat alle für die Gattung typischen Merkmale: Die wichtigsten davon sind der deutlich gestielte Petiolus, nach dem die Gattung benannt ist (Stenamma = gr. "Schmalknoten") und die auffallend kleinen Augen bei den ♀♀ (ANDRÉ 1881; EMERY 1908; STITZ 1939; BERNARD 1968; BARONI URBANI 1971; KUTTER 1977; VAN BOVEN 1977, 1986; COLLINGWOOD 1979; DE BOER 1983; MABELIS 1983). (Abb. 1a, b; Abb. 2)

1.2 Systematik und Taxonomie

Die Gattung Stenamma zählt zu den Myrmicinae. Diese Unterfamilie der Formicidae ist mit 131 Gattungen und etwa 2900 bekannten Arten die größte (SUDD 1967; BERNARD 1968; SNELLING 1981). Bereits frühe Autoren (ESCHERICH 1903; EMERY 1908; WHEELER 1910) stellen Stenamma in die Verwandtschaft der Gattungen Aphaenogaster Mayr und Messor Forel. SCHMIDT (1974) ordnet Stenamma zusammen mit Aphaenogaster Mayr, Novomessor Emery, Messor Forel, Goniomma Emery und Machomyrma Forel dem Subtribus Stenammini zu, der zusammen mit den Subtriben Pheidolini und Anergatini den Tribus Pheidolini bildet. Dieser niedere Tribus umfaßt die aufgrund ihrer Morphologie und Anatomie am wenigsten spezialisierten Myrmicinen (SUDD 1967).

SMITH (1957) und KUTTER (1971) sehen Stenamma als kleine und relativ artenarme Gattung an. Die Anzahl der beschriebenen Spezies variiert je nach Autor, nahm jedoch insgesamt im Laufe der Zeit ständig zu. Nach STITZ (1939) umfaßt die Gattung weltweit lediglich 22 Formen, nach SMITH (1957) weniger als 30, davon 11 ne-

arktische. BERNARD (1968) spricht von insgesamt nur 12 Spezies. Während CREIGHTON (1950) nur 9 Formen für die Nearktis nennt, beschreiben SNELLING (1973) sowie WHEELER und WHEELER (1986) bereits 20 nearktische Arten. Nach ARNOLDI (1975) existieren nur 18 nearktische Spezies sowie 12 im Gebiet der UDSSR. Die höchste Artenzahl mit etwa 50 nennt COLLINGWOOD (1979). Die tatsächliche Artenzahl ist sicher wesentlich höher als bisher angenommen und dürfte sich im Laufe der Zeit durch Neufunde und taxonomische Untersuchungen noch erhöhen. So wurden viele, früher als Unterarten beschriebene Formen inzwischen als eigenständige Arten erkannt (BERNARD 1968; ARNOLDI 1975).

Die Taxonomie der europäischen Stenamma-Spezies ist bisher noch nicht hinreichend geklärt, was auch für S. westwoodi gilt (KUTTER 1977). Die Originalbeschreibung (WESTWOOD 1840) dieser zugleich als Gattungstypus geltenden Art bezieht sich nämlich lediglich auf ein einzelnes, in England gefundenes ♂, dessen Mandibeln einen 5-zähligen Kaurand besitzen. Dieses Merkmal findet sich unter den europäischen Spezies nur bei S. striatula, deren Vorkommen auf Südeuropa beschränkt ist (BARONI URBANI 1971; KUTTER 1971, 1977). Bei allen später als S. westwoodi beschriebenen Tieren, auch bei den von mir untersuchten (siehe Abb. 3), zeigen die ♂ jedoch 3-zählige Mandibeln (EMERY 1916; KUTTER 1971, 1977; COLLINGWOOD 1979).

Dieser Widerspruch zwischen den in der Bestimmungsliteratur und in der Originalbeschreibung von WESTWOOD (1840) aufgeführten Artmerkmalen macht eine taxonomische Revision der europäischen Stenamma-Arten dringend notwendig. Die REM-Technik könnte dazu, wie auch bereits bei anderen taxonomisch "schwierigen" Insektengruppen (TAYLOR und BEATON 1970), einen wertvollen Beitrag liefern. Dies ist z.B. bei der nearktischen Ameisengattung Pogonomyrmex Mayr der Fall (TABER, COKENDOLPHER, FRANCKE 1987).

Die Tiere der von mir untersuchten Populationen wiesen alle Merkmale der in der Bestimmungsliteratur als S. westwoodi bezeichneten Spezies auf (siehe Abb. 1, 2 und 3). Der Artname "westwoodi" wurde daher, gemäß der derzeit üblichen Nomenklatur, beibehalten, obwohl eine künftige taxonomische Revision eine Änderung des Artnamens mit sich bringen dürfte.



Abb. 3 : Kopf eines S. westwoodi-♂. Beachte die dreizähligen Mandibeln (Pfeil)!

1.3 V e r b r e i t u n g

Die Gattung Stenamma ist holarktisch verbreitet (EMERY 1908; KUTTER 1971, 1977; ARNOLDI 1975; GÜSSWALD 1985). Das Maximum an Arten kommt nach BERNARD (1968) in den temperierten Regionen Nordafrikas vor, nach ARNOLDI (1975) dagegen in Zentralasien. WHEELER (1910) bezeichnet die Gattung als Element der nördlich temperierten Fauna. SMITH (1957) erwähnt auch die Beschreibung mehrerer Formen aus der neotropischen Region, deren Zugehörigkeit zu Stenamma jedoch nicht sicher ist.

Außer S. westwoodi kommen im europäischen Raum noch drei weitere Stenamma-Arten vor: S. petiolata, S. sardoum und S. striatula (EMERY 1897; BERNARD 1968; BARONI URBANI 1971; KUTTER 1971, 1977; SCHEMBRI und COLLINGWOOD 1983). S. sardoum, die auf Sardinien und Korsika beschränkt ist (BERNARD 1968), stellt möglicherweise nur eine insulare Unterart von S. westwoodi dar (BARONI URBANI 1971). Die nördliche Verbreitungsgrenze von S. petiolata und S. striatula scheint im Gebiet der Südschweiz zu liegen (KUTTER 1977).

Als einzige Art der Gattung erreicht S. westwoodi den nord- und mitteleuropäischen Raum (STITZ 1939; BERNARD 1968; ARNOLDI 1975;

COLLINGWOOD 1979). Mit ihren Unterarten und Varietäten (RUZSKIJ 1905; ARNOLDI 1928, 1975; STITZ 1939; BARONI URBANI 1971), deren taxonomischer Wert jedoch von ARNOLDI (1975) z.T. angezweifelt wird, hat S. westwoodi die weiteste Verbreitung aller palaearktischen Stenamma-Spezies.

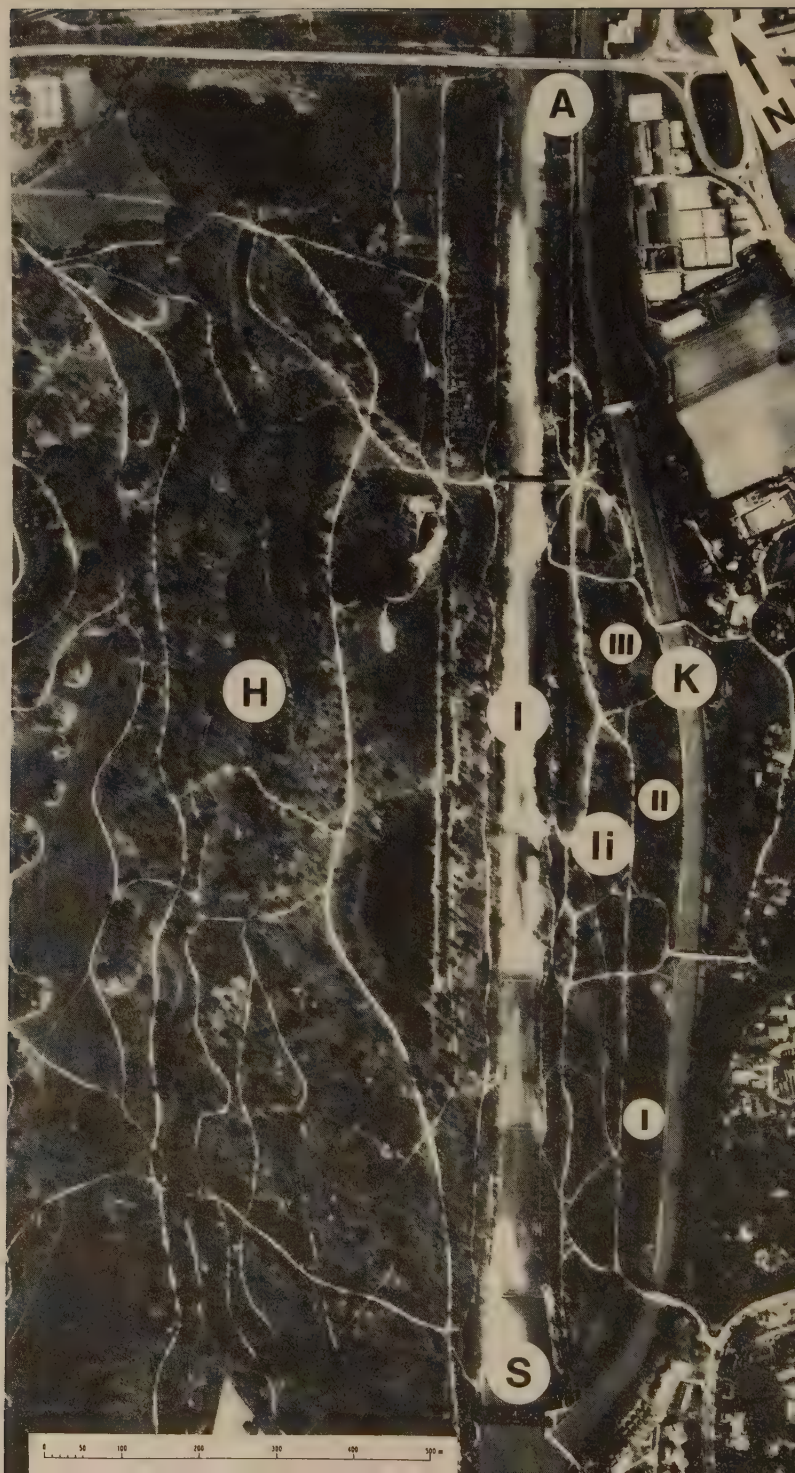
Die nördlichsten Funde stammen aus Skandinavien (Norwegen: COLLINGWOOD 1974; KVAMME und BAKKE 1977), die südlichsten aus Nordafrika (Algerien: STITZ 1939). Die ost-westliche Verbreitung reicht von Zentralasien (Turkestan: RUZSKIJ 1905; STITZ 1939; BARONI URBANI 1971) bis nach Westeuropa (Irland, Spanien: STITZ 1939; BERNARD 1968). In Ost-, Mittel- und Südeuropa ist S. westwoodi allgemein verbreitet, jedoch ungleichmäßig (STITZ 1939; BUSCHINGER 1972).

In folgenden europäischen Ländern wurde S. westwoodi bisher nachgewiesen: Sowjetunion (RUZSKIJ 1905; ARNOLDI 1928, 1975; KARAWAIEW 1931), Polen (PISARSKI 1975), Norwegen, Schweden (COLLINGWOOD 1974, 1979; KVAMME und BAKKE 1977), Belgien, Niederlande (VAN BOVEN 1977, 1986; DE BOER 1983/86; MABELIS 1983); Großbritannien, Irland (WESTWOOD 1840; DONISTHORPE 1927; STITZ 1939; COLLINGWOOD 1979), Tschechoslowakei (SOUDEK 1922 a,b); Österreich (HÖLZEL 1966), Schweiz (KUTTER 1971, 1977), Italien (BARONI URBANI 1971), Frankreich, Spanien (ANDRÉ 1881; STITZ 1939; BERNARD 1968).

In Deutschland scheint S. westwoodi weit verbreitet zu sein: Mark Brandenburg: Potsdam (WANACH 1915); Sachsen: Bitterfeld bei Dresden (STITZ 1939); Elbsandsteingebirge (GÖSSWALD 1985); Voreifel und Eifel: Laacher See (WASMANN 1906), Bausenberg (BUSCHINGER 1972); Südhessen (KARAFIAT 1970; BUSCHINGER 1979); Bayern: Mittleres Maingebiet (GÖSSWALD 1932, 1985; SCHOLL et al. 1986, unveröffentlicht), Veitshöchheim bei Würzburg (siehe 2.1); Isarauen bei Landshut (LAWITZKY 1986, unveröffentlicht), Isarinsel Oberföhring (siehe 2.1); Oberrheingebiet: Bechthaler Wald (H. HILPERT, mündliche Mitteilung).

Abb. 4:
Luftaufnahme des
Untersuchungsge-
bietes "Isarinsel
Oberföhring"
(Bildflug 81107/0
vom 13.04.1981,
Bild-Nr. 232)

A: Autobahnbrück-
ke Nord
H: Hirschau
I: Isar
li: Isarinsel
Oberföhring
K: Kanal
S: Stauwehr
I,II,III: Fundorte
von S. westwoodi



2. MATERIAL UND METHODE

2.1 Untersuchungsgebiet

2.1.1 Lage und Begrenzung

Die vorliegende Arbeit wurde hauptsächlich im Naturschutzgebiet "Isarinsel Oberföhring" durchgeführt. Dieses nördlich von München gelegene Auwaldrestgebiet befindet sich auf einem schmalen Inselstreifen zwischen Isar und Isarkanal. Die untersuchte Fläche umfaßt den ca. 1,35km langen Bereich zwischen dem Stauwehr der Isar-Amper-Werke und der "Autobahnbrücke Nord" und entspricht einem Areal von etwa 25ha. Auch die benachbarte "Hirschau" wurde teilweise mit einbezogen (Abb. 4).

Vergleichend wurden einige S. westwoodi-Kolonien am "Hirschberg" bei Veitshöchheim (nordwestlich von Würzburg) untersucht.

2.1.2 Geologie und Meteorologie

Das Oberföhringer Untersuchungsgebiet liegt bei etwa 500m N.N.. Der Untergrund besteht im nördlichen Bereich aus Flinz, Mergel und Sanden, im südlichen dagegen aus alluvialen Kiesen. Das langjährige Mittel der Temperatur für diese Region liegt im Januar bei $-2,1^{\circ}\text{C}$, im Juli bei $+17,5^{\circ}\text{C}$, das Jahresmittel bei $+7,9^{\circ}\text{C}$; das langjährige Mittel der Niederschlagshöhe beträgt 935mm (HIRSCHBOLD und LEIDERER 1972).

Der nordbayerische Fundort liegt bei ca. 200m N.N.. Es handelt sich hierbei um einen Bergrücken aus triassischem Muschelkalk. Die mittlere Jahrestemperatur bewegt sich zwischen $+8,7^{\circ}\text{C}$ und $9,1^{\circ}\text{C}$, die mittlere Niederschlagsmenge zwischen 120,6mm im Winter und 181,9mm im Sommer (GÜSSWALD 1932).

2.2 Freilanduntersuchungen

2.2.1 Ermittlung vorhandener Formicidenarten

Die im Gebiet lebenden Ameisenspezies wurden durch eine Kombination von Barberfallenfang (siehe unten) und gezielter Suche nach Nestern ermittelt. Das zweite Verfahren hat sich zur umfassenden Feststellung der vorhandenen Formiciden als das günstigste herausgestellt. Auf drei Versuchsflächen waren zwei Jahre lang (1985 und 1986) jeweils von Anfang März bis Anfang

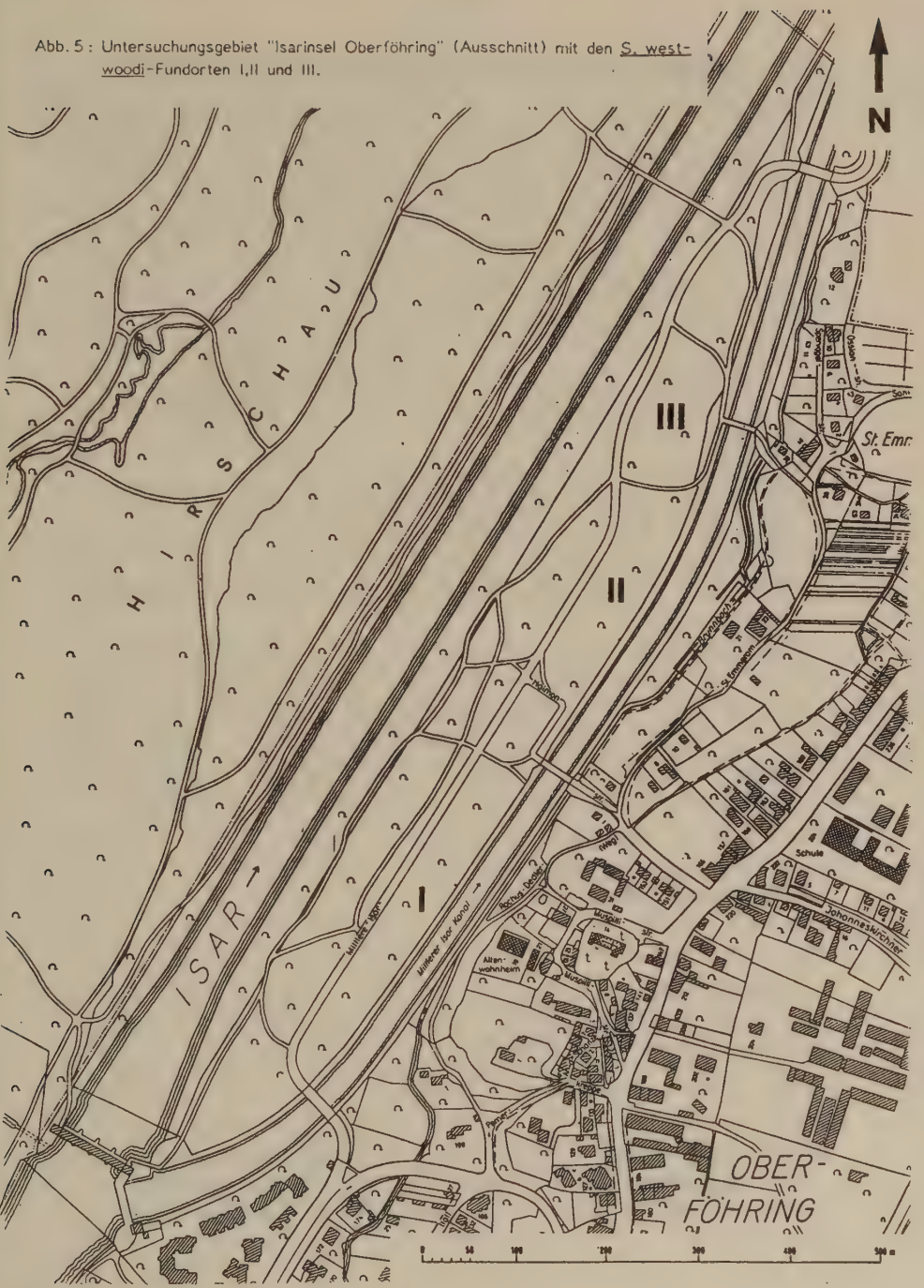
Dezember insgesamt 50 Barberfallen in 2m Abstand voneinander aufgestellt. Sie wurden wöchentlich kontrolliert. Als Fallen dienten Glasgefäße mit einem Öffnungsdurchmesser von 3cm, die bis zum oberen Rand im Boden eingegraben wurden. Sie waren etwa zur Hälfte mit einer Konservierungsflüssigkeit (4%-iges Formol) gefüllt. Um größere Insekten, Amphibien und Kleinsäuger fernzuhalten, wurden sie mit einem Drahtnetz (1cm Maschenweite) bedeckt. Als Regenschutz fungierten auf "Füßchen" gestellte flache Steine. Die Fänge dienten der Erfassung der vorkommenden Ameisenarten, der Ermittlung des ungefähren Aktionsradius sowie der Aktivitätsperioden von S. westwoodi.

Da durch diese Methode jedoch nur eine Auswahl der tatsächlich vorhandenen Arten erfaßt wird (BUSCHINGER 1979), wurden zusätzlich semiquantitative Aufsammlungen durchgeführt. Das bedeutet die gezielte Suche nach Ameisennestern durch Kontrolle aller potentieller Nistgelegenheiten (Moospolster, Steine, Wurzeln, Baumstubben, Rinde, Fallholz etc.) (GÖSSWALD 1932; BUSCHINGER 1975). Nach BUSCHINGER (1979) ist die Nestsuche die beste Methode zur möglichst vollständigen Erfassung der in einem bestimmten Raum existierenden Ameisenspezies, weil dadurch auch solche Arten gefunden werden, die aufgrund ihrer Lebensweise nicht in die Fallen gehen.

Durch die Nestsuche erhielt ich zusätzliche Informationen über Populationsdichte, Koloniegröße, Anzahl der ♀♀, Brutrhythmus und die Anwesenheit von Ameisengästen sowie Sozialparasiten. Die Suche nach Nestern führte ich von März bis Mai durch, da sich zu dieser Zeit erfahrungsgemäß auch ansonsten hypogäische Arten in den bereits erwärmten oberen Bodenschichten aufhalten. Aus den aufgefundenen Kolonien wurden jeweils einige Tiere entnommen und in 70%-igem Ethanol konserviert. Die Bestimmung der Formiciden erfolgte nach STITZ (1939), BERNARD (1968), KUTTER (1977) und COLLINGWOOD (1979).

Andere im Nestbereich vorkommende Tiergruppen wurden nach BROHMER (1979), STRESEMANN (1984, 1986a, b), EISENBEIS und WICHARD (1985) und MÜLLER (1985), Pflanzen nach OBERDORFER (1962), WEYMAR (1962), JAHNS (1980) sowie RAUH und SENGHAS (1968) bestimmt.

Abb. 5: Untersuchungsgebiet "Isarinsel Oberföhring" (Ausschnitt) mit den S. west-
woodi-Fundorten I, II und III.



2.2.2 Quantitative Erfassung der *S. westwoodi*-Kolonien

Zur genauen Lokalisierung, zur Untersuchung der Nestkonstruktion und zur quantitativen Erfassung von Dichte, Größe, Zusammensetzung (Anzahl der ♀♀, ♂♂ und Brutstadien) und Entwicklungsstand der *S. westwoodi*-Kolonien ging ich nach der von SMITH (1957), TALBOT (1957, 1965) und FRANCOEUR (1965) angewandten Methode vor. Sie ist vor allem bei Ameisenspezies, die, wie *S. westwoodi*, übersichtliche, kleine Nester besitzen (DONISTHORPE 1927; STITZ 1939), sehr erfolgreich (BUSCHINGER 1975). An Stellen, an denen durch die unter 2.2.1 erwähnte Methodik die Anwesenheit von *S. westwoodi* festgestellt worden war, wurden zehn Stichprobenflächen von jeweils 1m^2 in drei Schritten untersucht:

- a) Abstecken der Untersuchungsfläche
- b) Genaue Überprüfung der Streu- und Laubschicht sowie Suche nach Nestern in hohlen Objekten (Zweigen, Nußschalen)
- c) Schichtweises Abtragen des Bodens bis in eine Tiefe von 20 - 30cm (Diese Tiefe genügte meist, um alle Nestkammern freizulegen.)

Umherlaufende Tiere wurden vermerkt. Die vorhandenen Völker wurden vollständig eingesammelt und ausgezählt. Nach weitestgehender Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes ließ ich die Tiere an ihrem alten Nestort wieder frei. Dadurch standen die Kolonien auch späteren Inspektionen zur Verfügung. Lokalisierte Kolonien kennzeichnete ich zum leichteren Wiederfinden mit Fähnchen; die Fundorte trug ich in das Meßtischblatt N.O.II2(13), Maßstab 1:5000, des Städtischen Vermessungsamtes München ein. (Abb. 5)

2.3 L a b o r k o l o n i e n

Zu näheren Untersuchungen von Kolonieentwicklung und Verhalten, die im Freiland nur schwer möglich sind, legte ich Laborkolonien an. Um die Verhaltensweisen der Tiere von unterschiedlich großen Völkern vergleichend beobachten zu können, wurden die Kolonien 1, 4, 7, 9, 16, 19, 20, 24 und 26 (siehe 3.2.5) im November 1986 komplett ausgehoben und in Kunstnester eingesetzt. Diese Beobachtungsnester waren nach Angaben von BUSCHINGER (1974a, 1975) konstruiert: 2 Objektträger, zwischen denen sich

eine aus einem Acrylglasblöckchen (Höhe: 2,5mm) ausgesägte Nestkammer (Fläche: ca. 12,3mm²) mit einem Zugang (Breite: 2mm) befindet. Als Lichtschutz dient ein aufgelegtes dunkles Kunststoffplättchen. Das Ganze wird in einer 10x7x4cm großen Plastikschachtel ("Nestbox") untergebracht, die mit einer gleichartigen Schachtel ("Futter- und Abfallbox") durch ein Plastikrohr (Innendurchmesser: 3mm) verbunden ist (Abb. 6). In beiden Gefäßen sorgt je ein mit Wasser getränkter Wattebausch für die nötige hohe relative Luftfeuchtigkeit von 90-100%. Auch einzelne, begattete Jung-♀♀ konnten in derartigen Kunstnestern erfolgreich neue Kolonien gründen.

Die Labornester waren während der Aktivitätsperiode der Tiere in einer Klimakammer bei konstant 21°C und einem Tag-Nacht Rhythmus von jeweils zwölf Stunden untergebracht. Die Überwinterung erfolgte bei einer Temperatur von +2°C von Mitte November bis Mitte März. Das Überwinterungsverhalten war zuvor durch eine schrittweise, tägliche Absenkung der Temperatur um 2°C ausgelöst worden. Umgekehrt setzte die Aktivität im Frühjahr nach einer täglichen Erhöhung der Temperatur um 2°C wieder ein.

Gefüttert wurde mit frisch getöteten Essigfliegen (Drosophila funebris Fabricius), kleinen Heimchen (Acheta domestica (Linné)) und Schaben (Blattella germanica Linné). Zusätzlich erhielten die Tiere ein Gemisch aus Fruchtmus und Honig. Bei dieser "Diät" waren die Ameisen in der Lage, auch Geschlechtstiere zu produzieren. Die Nahrung wurde alle zwei Tage erneuert.

2.4 K o n t r o l l e u n d R e g i s t r i e r u n g

17 durch einfaches Abheben der Nest-Decksteine leicht zugängliche Freilandkolonien und die Laborvölker kontrollierte ich alle zwei Wochen. Dabei wurden die Brutstadien, adulte und tote Tiere quantitativ erfasst. Sämtliche 26 Kolonien wurden jeweils einmal im März, Juli, September und November inspiziert. Individuelle Markierungen erfolgten durch Auftupfen von verschiedenfarbigem, in Formol unlöslichem Kunststofflack auf Thorax oder Gaster.

Zur Temperatur- und Feuchtigkeitsmessung dienten mit Meßsonden ausgestattete Digitalgeräte (Genauigkeit: $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$ bzw. $\pm 1\%$ rel. L.F.). Die Außentemperatur und die äußere relative Luftfeuch-

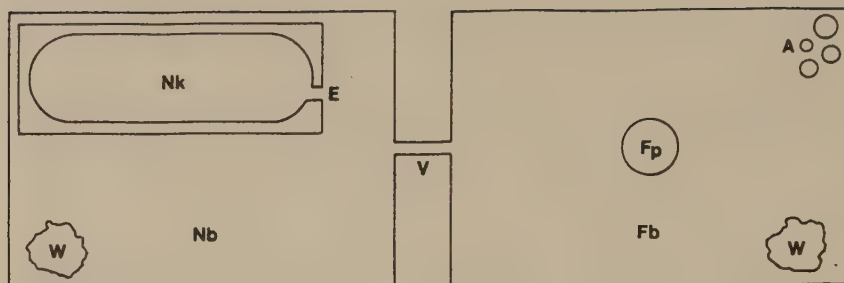


Abb. 6 a: Kunstnest (schematisch)

A: Abfall; E: Eingang; Fb: Futter- und Abfallbox; Fp: Futterplatz; Nb: Nestbox;
Nk: Nestkammer; V: Verbindungsrohr; W: Wattebausch

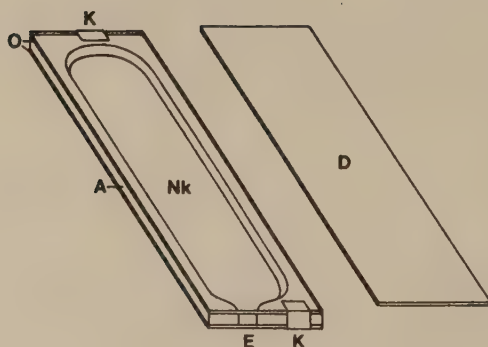


Abb. 6 b: Nestkammer

A: Acrylglasrahmen; D: dunkles Deckplättchen; E: Eingang; K: Klemmen;
O: Objektträger

tigkeit wurden in 5cm Höhe über dem Boden gemessen, die Innentemperatur und die innere relative Luftfeuchtigkeit durch Einführen der Sonden in die Kammern der geschlossenen Nester. Die Präferenztemperatur von S. westwoodi ermittelte ich an Laborkolonien mit Hilfe einer Temperaturorgel.

2.5 U n t e r s u c h u n g e i n z e l n e r I n d i v i d u e n

Eine Anzahl weiblicher Geschlechtstiere und ♀♀ wurden in 70%-igem Ethanol unter dem Binokular bei 50-facher Vergrößerung seziiert, um Auskunft über den Degenerationszustand der Flugmuskulatur, die Entwicklung der Ovarien und die Füllung des Receptaculum seminis bzw. des Mageninhaltes zu erhalten.

2.6 R a s t e r e l e k t r o n e n m i k r o s k o p i s c h e A u f n a h m e n

Frischgetötete oder in 70%-igem Ethanol fixierte Tiere wurden durch Inkubation in der aufsteigenden Isopropyl-Alkohol-Reihe (aufeinanderfolgendes Einbringen in 80%, 90%, 100% Isopropanol für jeweils 10 Minuten), in Ethanol abs. und Ether (2x je 10 Minuten) entwässert und im Exsikkator über CaCl_2 getrocknet.

Anschließend wurden die Objekte bei 10kV 4 Minuten lang mit Gold besputtert und im JEOLS SEM bei 30kV gerastert. Dabei zeigten Präparate von frischgetöteten Individuen aufgrund der starken Chitinisierung keine Unterschiede gegenüber den in Alkohol fixierten.

2.7 M y k o l o g i s c h e U n t e r s u c h u n g e n

Die Identifizierung und Untersuchung der in den Nestern von S. westwoodi vorkommenden Pilze wurde von Frau Dr. D.I. KAHLAU am Landesuntersuchungsamt für das Gesundheitswesen Südbayern durchgeführt.

3. E R G E B N I S S E

3.1 Ö k o l o g i s c h e C h a r a k t e r i s i e r u n g d e s U n t e r s u c h u n g s g e b i e t e s

3.1.1 Untergrund und Boden

Die "Isarinsel Oberföhring" erstreckt sich als schmaler, langgestreckter Streifen (größte Breite: ca. 170m) in nordwestlich-südöstlicher Richtung. Sie liegt zwischen der in diesem Abschnitt weitgehend naturbelassenen Isar und dem künstlich angelegten Isarkanal. Die dem Fluß zugewandte Seite der Insel säumen Kiesbänke; parallel zum Kanal verläuft ein Damm aus Betonblöcken. Zwischen der Kanalsohle und dem Wasserspiegel der Isar besteht ein Gefälle von etwa 8m. Sowohl der Damm als auch das Kanalbett sind etwas wasserdurchlässig. Daher durchzieht ein ständiger Wasserstrom vom Kanal zum Fluß hin den Inseluntergrund, der aus Geröllen, Grobkies und, lokal, auch aus Feinkies und Grobsand (DIETZ 1976) besteht. Der Grundwasserspiegel ist demzufolge sehr hoch. An vielen Stellen des Flußufers tritt das Grundwasser in Quellen und Quellteichen aus.

Besonders im mittleren Inselbereich und hinter dem Damm sind der O-Horizont (organische Schicht) und der A-Horizont (Oberboden) (DIETZ 1976) mit einer Dicke von ca. 50-70cm stark ausgebildet. Der Anteil der organischen Schicht beträgt etwa 12-30cm. Im nördlichen Abschnitt des Areals befindet sich eine dünne Humusdecke (Dicke: 5-9cm) über einem gelblichen Lehmuntergrund, der lokal auch die Oberfläche erreicht. Im südlichen Abschnitt ist der humose Boden mehr oder weniger stark mit Feinsand (DIETZ 1976) durchsetzt. An einigen Stellen tritt auch reiner Sandboden zutage.

3.1.2 Vegetation

Der größte Teil des Untersuchungsgebietes ist mit Auwald (Alneto-Ulmion nach OBERDORFER 1962) bewachsen. Es finden sich die für diese Facies typischen Zeigerpflanzen (siehe Anhang), die auf einen wasser- und nährstoffreichen, kalkhaltigen Untergrund hinweisen (OBERDORFER 1962).

Nach dem Laubaustrieb ist die Krautschicht der sog. "Hartholz-Aue" aufgrund des Lichtmangels nur spärlich ausgebildet. Wo

der Lichteinfall besonders gering ist, ist der Boden nahezu frei von Höheren Pflanzen. Gerölle, Baumstümpfe, Äste und Zweige auf dem Waldboden sind dicht mit Laubmoosen überwachsen. Die die Steine besiedelnden Moosarten sind typisch für kalkhaltiges Gestein (JAHNS 1980).

3.1.3 Fauna

3.1.3.1 Bodenfauna

Streu- und Humusschicht des Auwaldbodens sind von zahlreichen Kleinlebewesen bevölkert, die die reichlich vorhandenen organischen Abfälle abbauen. Unter Steinen, Rinden und Holzstücken, wie z.B. Zweigen und Ästen, fanden sich oft größere Ansammlungen von Schneckeneiern und Massenvorkommen verschiedener feuchtheitsliebender Nematoden, Oligochaeten und Arthropoden.

Nach der Schneeschmelze im März und April hielten sich häufig Fadenwürmer (Dorylaimoidea) und zahlreiche Pulmonaten unter den Steinen auf. Besonders häufig waren folgende Arten: die Hainschnirkelschnecke Cepaea nemoralis (L.), die Nachtschnecke Arion circumscriptus Johnston und die Schließmundschnecke Cochlodina laminata (Montagu).

Unter morschen Holzteilen waren das ganze Jahr über Regenwürmer (Lumbricus spec.) zu finden.

Zahlreich waren weiterhin Arachniden, darunter, vor allem im Herbst, auffallend viele Afterskorpione (Chtonius spec.). Häufigste Vertreter der Webspinnen waren Arten der Gattung Coelotes Blackwall. Sowohl im O-, als auch im A-Horizont leben große Mengen von Milben.

In den Monaten März bis Mai fand ich unter Steinen und Holzstücken zahlreiche Exemplare des Steinkriechers Lithobius piceus Koch (Chilopoda, Lithobiidae), des Gemeinen Erdläufers Geophilus longicornis Leach (Geophilidae) und den Diplopoden Polydesmus angustus Latzel.

Das ganze Jahr über zahlreich waren die Mauerassel Oniscus asellus (L.) und Porcellium conspersum (Isopoda).

Streu- und Humusschicht sind auch der Lebensraum vieler "Urinsekten" (Apterygota). Festgestellt wurden Doppelschwänze (Diplura, Gttg. Campodea Westwood) und Springschwänze (Collembola). Letztere bildeten stellenweise Massenvorkommen. Im Epedaphon waren Tomoceridae und Entomobryidae (Gttg. Orchesella Templeton),

im Euedaphon Isotomidae häufig. Im März und April fand ich unter einzelnen Steinen große Ansammlungen von Trauermückenlarven der Gattung Sciara Meigen (Diptera, Nematocera, Sciaridae).

3.1.3.2 Formicidae

Neben S. westwoodi stellte ich im Oberförhringer Untersuchungsgebiet folgende acht Ameisenarten fest:

Myrmica laevinodis

Nester dieser Spezies wurden fast im gesamten Areal gefunden. Die meisten Kolonien lagen im Bereich der Wege. Einige Nester befanden sich innerhalb des Waldes, sechs davon in der lichtärmsten Zone der "Hartholz-Aue" (siehe Anhang).

Myrmecina graminicola

Kolonien wurden nur im nördlicheren Bereich der "Hartholz-Aue" gefunden. Die meisten lagen in der Nähe der Wegränder, einige tiefer im Wald, jedoch stets an einem hellen Platz, der wenigstens einige Stunden in den Genuß von Sonnenlicht kam.

Lasius brunneus

Diese Spezies nistet im Gebiet ausschließlich in lebenden, morschen Bäumen (bevorzugt Linden, Tilia platyphyllos Scop.) im Randbereich der "Hartholz-Aue".

Lasius niger

Im Untersuchungsgebiet waren die Nester dieser anpassungsfähigen und euryöken Ameisenart (GÜSSWALD 1932; KUTTER 1977) auf den Bereich der Wegränder und der Wehranlagen beschränkt.

(Chtono-)lasius umbratus

Ihre Bauten befanden sich in den Randbereichen der "Hartholz-Aue".

(Dendro-)lasius fuliginosus

Zwei Kolonien lagen im Übergangsbereich von der "Weichholz-" (siehe Anhang) zur "Hartholz-Aue". Ein Nest befand sich im Stamm einer großen Esche (Fraxinus excelsior (L.)), das andere in einer alten Schwarzpappel (Populus nigra L.). Einzelne patrouillierende ♀♀ der sehr volkreichen Kolonien konnten noch in etwa 25m Entfernung vom Nest festgestellt werden.

(Servi-)formica cinerea

Diese Ameisenart ist, wie Lasius niger, auf die besonnten, trockenen Stellen beschränkt. Besonders große Vorkommen wurden an der Westseite der Insel in der Nähe der Kiesbänke und Wehranlagen gefunden. Hier existieren mehrere äußerst große Kolonien.

(Servi-)formica fusca

Diese Art konnte ich nur durch eine Gründungskolonie (1 ♀ mit Eiern) innerhalb der "Weichholz-Aue" nachweisen.

3.2 S. westwoodi : Ökologie

3.2.1 Habitat und Nistplatz

Auf der Isarinsel Oberföhring lokalisierte ich insgesamt 26 Stenamma-Kolonien an drei Fundorten (I, II und III). Die Kolonien befanden sich ausschließlich im zentralen Bereich der "Hartholz-Aue" (Abb. 4 und 5). In der benachbarten "Hirschau" fand ich, trotz ähnlicher Habitatbedingungen, keine Nester.

An den Stenamma-Fundorten herrschen, bedingt durch die dichte, stark beschattende Belaubung der Gehölze, während der Vegetationsperiode (besonders in Bodennähe) relativ niedere Temperaturen und eine gleichmäßig hohe Luftfeuchtigkeit. Selbst an sonnigen Sommertagen im Juni erreicht die Beleuchtungsstärke am Boden nur einen Wert von maximal etwa 50 Lux; dies entspricht 1/2000 der Beleuchtungsstärke, die an baumfreien Stellen erreicht wird. Aufgrund dieses geringen Lichteinfalls fehlt der Bodenbewuchs nahezu vollständig.

Die ca. 3-4cm dicke Streuschicht, der O_1 - und O_f -Horizont (EISENBEIS und WICHARD 1985), besteht hauptsächlich aus abgefallenen, verrottenden Blättern, die mit Zweigen, Ästchen, Samenhüllen und leeren Nußschalen durchsetzt sind. Die darunterliegende, dunkelbraune Humusschicht (O_h -Horizont) ist locker und enthält zahlreiche Hohlräume ($\varnothing$ 0,5-3mm). Große Mengen von Pilzmyzelien durchziehen Streu- und Humusschicht und verleihen dem Boden, trotz seiner krümeligen Struktur, Festigkeit. Im Übergangsbereich zum oberen Mineralhorizont (A_h -Horizont) - etwa ab einer Tiefe von 10-15cm - tritt als zusätzlicher Bodenbestandteil Feinsand auf, dessen Anteil sich mit zunehmender Tiefe allmählich erhöht. Ab einem Niveau von 30-40cm unter der Erdoberfläche ist schließ-

lich nur noch reiner Sand vorhanden, der stellenweise mit runden Kieselsteinen ($\varnothing$ etwa 2-6cm) durchsetzt ist. Eine Probegrabung ergab für den Grundwasserspiegel eine Tiefe von ca. 1,20m. Das stark ausgebildete Kapillarsystem des Bodens ist für ein kontinuierliches Aufsteigen des Wassers in die oberen Erdschichten verantwortlich. Dadurch, sowie aufgrund des starken Wasserhaltevermögens des Humus, ist eine, von Witterungseinflüssen unabhängige, gleichbleibend hohe Bodenfeuchtigkeit von 95-100% auch in den oberen Schichten gewährleistet.

Die drei bei Veitshöchheim festgestellten S. westwoodi-Völker fanden sich in einem völlig andersartigen Biotop, einem süd-west-exponierten, begrastem Trockenhang. Die Nester lagen im tiefen Schatten eines Schlehengebüschs (Prunus spinosa L.) unter 50-60cm dicken, kantigen Muschelkalkblöcken. Wie im Oberförhringer Gebiet war der Nistplatz kühl, feucht und - aufgrund der Beschattung - praktisch frei von höheren Pflanzen.

Neben größeren verrottenden Ast und Rindenstücken fanden sich am Boden der Oberförhringer "Hartholz-Aue" stellenweise Ansammlungen von großen Steinen. 80% davon waren meist runde Kalksteine mit 6-50cm $\varnothing$ (Gerölle, nach DIETZ 1976), die übrigen 20% Betonbruchstücke, wohl Abfall des Dammbaues. Sie bestanden aus einem, von zahlreichen Hohlräumen durchsetzten Konglomerat von "Mittelkies" (Korngröße 6-20mm) und kalkhaltigem Bindematerial. Wie die Holzteile waren auch die Steine mehr oder weniger tief in die Streu- und Humusschicht eingebettet und ihre Oberfläche mit einer etwa 1-2cm dicken Moosschicht bewachsen (Abb. 7). (Siehe 3.1.2)

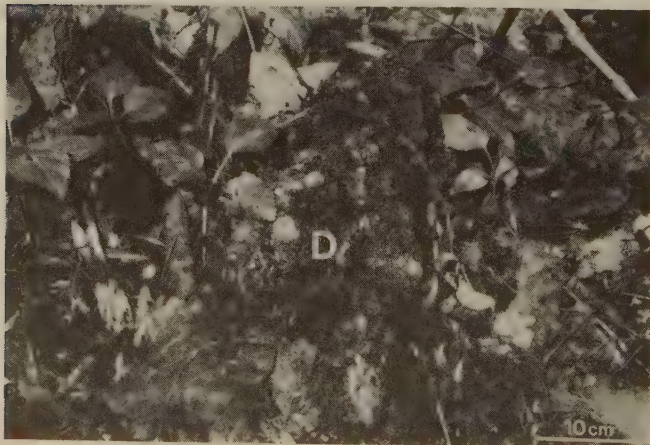


Abb.7: Deckstein (D) eines S. westwoodi-Baues mit dickem Moosaufwuchs.

Derartige Geröllansammlungen waren, besonders wenn sie am Fuße älterer Bäume lagen, die bevorzugten Nistplätze von S. westwoodi. 21 der untersuchten 26 Stenamma-Bauten (80,7%) befanden sich unter Steinen, 4 Nester (15,4%) unter Holzteilen und 1 Bau (3,9%) frei im Boden. Allen Nestern - bis auf das letztgenannte - war gemeinsam, daß sie ausschließlich unter mindestens zu 2/3 ihrer Dicke in den O-Horizont eingesenkten Steinen bzw. Holzteilen angelegt waren. Objekte, die nur oberflächlich auf der Streuschicht auflagern, wurden als Nistplatz ebenso gemieden, wie solche, die auf Geröll lagerten oder in dieses eingesenkt waren.

Bei der genaueren Untersuchung der Nester stellte sich heraus, daß 24 der 26 Kolonien (92,3%) dort angelegt waren, wo der mineralische Horizont aus Mittelsand (Korngröße 0,2-0,6mm, DIETZ 1976) besteht. Nur 2 Nester (7,7%) befanden sich über einem mineralischen Horizont aus gelblichem Auenlehm.

65,7% der unter Steinen befindlichen Bauten lagen unter Geröllen mit einem Durchmesser zwischen ca. 20 und 35cm. Unter Steinen mit einem Durchmesser < 10cm bzw. > 40cm befanden sich keine Nester (siehe Abb. 8).

Die als Nestdecke genutzten Holzteile (Aststücke) hatten einen Durchmesser von ca. 3-7cm und waren zwischen 20cm und 70cm lang.

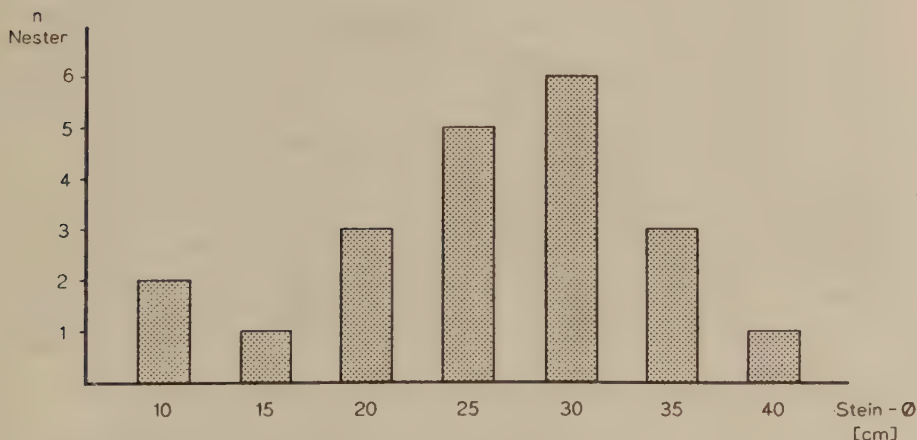


Abb. 8: Zusammenhang zwischen Deckstein-Ø und Nestanzahl.

3.2.2 Nestkonstruktion

Die Konstruktion der 26 untersuchten S. westwoodi Bauten konnte durch schichtweises Abtragen des umgebenden Bodens und durch Ausmessen ermittelt werden.

Die Anzahl der Kammern pro Nest lag zwischen eins und fünf. Die Mehrzahl der Bauten bestand aus einer (34,6%) oder zwei (30,7%) Kammern. Auch der Anteil dreikammeriger Nester war mit 23,1% hoch. Bauten mit vier oder fünf Kammern waren dagegen selten (7,6% bzw. 3,8%).

Abb. 9 zeigt die Korrelation zwischen Individuenzahl und Anzahl der Nestkammern. Der empirische Korrelationskoeffizient $[r]$ beträgt 0,83 (emp. Kovarianz $m_{xy} = 72,25$). Der Konfidenzkoeffizient $C=89\%$.

Die empirische Regressionsgerade ergibt sich aus $y = \bar{y} + 0,00996 \cdot (x - \bar{x})$ bei $\bar{x} = \frac{2480}{26} \approx 95,38$ und $\bar{y} = \frac{56}{26} \approx 2,15$.

Größere Völker bewohnen in der Regel Nester mit mehr Kammern als individuenarme, in einigen Fällen haben ihre Bauten jedoch weniger Kammern als die kleineren Kolonien.

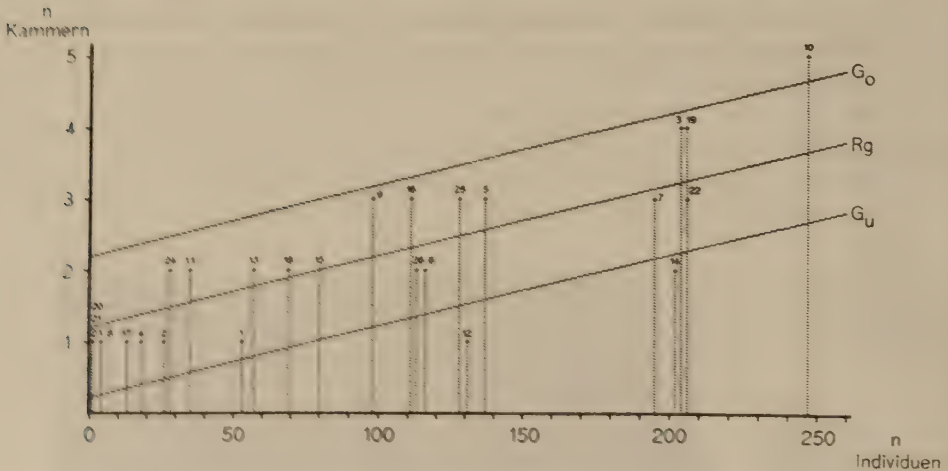


Abb 9: Relation zwischen Nestkammer- und Individuenzahl der 26 untersuchten Kolonien (Stand Nov. 1985)

G_o : obere Vertrauensgrenze

G_u : untere Vertrauensgrenze

Rg: Regressionsgerade

Kleine Zahlen: Koloniennummern

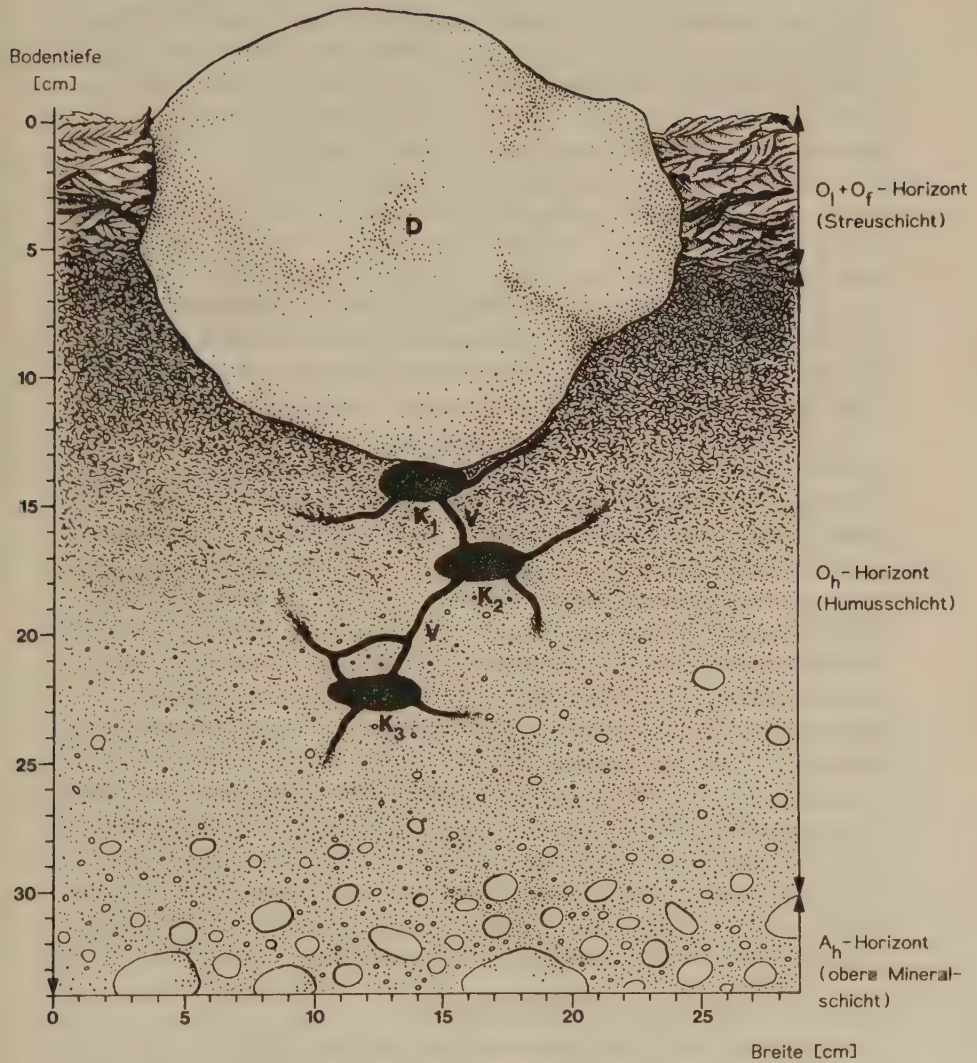


Abb. 10 : Nestanlage von S. westwoodi (Querschnitt). D: Deckstein;
 K_1 , K_2 , K_3 : Nestkammern; V: Verbindungsgänge.

Abb. 10 zeigt die schematische Darstellung eines S. westwoodi-Baues. Die Unterseite des "Decksteines" oder "Deckholzes" bildete stets das Dach der obersten Nestkammer. Einkammerige Nester lagen immer direkt unter dem Deckobjekt, waren mehrere Kammern vorhanden, so lagen diese in der Regel in unterschiedlicher Tiefe darunter. Bei Bauten, die unter porösem Gestein (Betonbruchstücken) angelegt waren, wurden auch die im Stein befindlichen Hohlräume als Nestkammern genützt. Die oberste Kammer fand sich bei den meisten Nestern in einer Tiefe von ca. 15-20cm. Die tiefste Kammer wurde 43cm unter der Oberfläche festgestellt. Die Mehrzahl der Nestkammern lag in der Humusschicht (O_h -Horizont) und im oberen, mit Humusstoffen angereicherten Mineralhorizont (A_h -Horizont). Kammern im rein mineralischen Horizont (Sand) wurden nur in drei Fällen bei den großen Kolonien mit 4 bzw. 5 Nestkammern gefunden (Abb. 10).

Die Nestkammern von S. westwoodi sind glattwandig und relativ groß. Ihre Grundfläche ist mehr oder weniger rund bis oval, der Kammerboden eben oder schwach konkav, die Decke konkav bis kuppelförmig (Abb. 10). Der Kammerdurchmesser beträgt 1,5-3,1cm, die Kammerhöhe 0,6-1,3cm. Kurze, enge Gänge ($\varnothing$ ca. 0,2cm) verbinden die Kammern miteinander. Einige Gänge führen in den umliegenden Boden, wo sie sich in Hohlräumen der Humusschicht verlieren. Speziell angelegte Nestein- bzw. -ausgänge sind nicht vorhanden. Die Tiere verlassen und betreten ihre Bauten vielmehr an verschiedenen Stellen durch genügend große Lücken im Bodengefüge.

Die Bauten am Veitshöchheimer Fundort waren wesentlich schwerer zugänglich, da sie in größerer Tiefe angelegt waren. Die obersten Nestkammern befanden sich 40-50cm unter der Erdoberfläche in lockerem, humösem Boden, der mit zahlreichen kleinen Kalksteinen durchsetzt war. Wie tief die Bauten in den Boden hinabreichten, konnte nicht ermittelt werden.

3.2.3 Nestabstand und Koloniendichte

An besonders bevorzugten Nistplätzen, wo über sandigem Untergrund (vgl. 3.2.1) zahlreiche als Nistorte geeignete Steine dicht nebeneinanderlagen, waren S. westwoodi-Kolonien teilweise eng benachbart. Die höchste Koloniendichte herrschte mit 2,6 Nestern pro m^2 am Fundort III. An den Fundorten I und II war die Dichte mit 1,4 und 0,7 Kolonien pro m^2 wesentlich niedri-

ger. Der geringste, am Fundort II festgestellte Abstand zwischen zwei Kolonien betrug ca. 25cm.

Jedoch fand ich, auch bei ausreichendem Platz, niemals zwei Stenamma-Nester unter einem gemeinsamen "Deckstein". Zwei der S. westwoodi-Nester lagen jedoch mit je einem Myrmica laevinodis-Bau unter demselben Stein. Die Bauten der beiden Arten waren jeweils durch eine etwa 3-5cm dicke Erdwand voneinander getrennt. Verbindungsgänge zwischen den Nestern beider Arten wurden trotz intensiver Suche nicht gefunden.

3.2.4 Nestklima

Alle Stenamma-Nester, auch die im wärmeren und trockeneren Veitshöchheimer Gebiet (siehe 3.2.1), zeichneten sich durch ein ausgeglichenes Mikroklima aus. Dies gilt sowohl für die Temperatur als auch für die relative Luftfeuchtigkeit im Nestinneren.

Tages- und jahreszeitliche Temperaturschwankungen sind selbst in den höhergelegenen Nestkammern nur schwach ausgeprägt. Der Tagesgang der Außentemperatur verursachte an einem warmen Sommertag in den obersten Kammern eine Erhöhung der Nesttemperatur von nur 2-5°C; an einem Wintertag betrug die Abweichung sogar nur 1-3°C; der Temperaturbereich im Inneren eines Stenamma-Baues umfaßt 26°C. Selbst an heißen Sommertagen stieg die Temperatur in den oberen Kammern nicht über 20°C an. Im Winter kann die Temperatur in den höher gelegenen Kammern knapp unter den Gefrierpunkt absinken. Schwankungen von Temperatur und Luftfeuchtigkeit sind in sämtlichen Nestkammern, besonders in den tiefergelegenen, gegenüber der Außenwelt stark abgeschwächt (Abb. 11a-b und 12).

Die Luftfeuchtigkeit in den Nestkammern bewegt sich sowohl im Sommer als auch im Winter innerhalb enger Grenzen: zwischen 90% und 100%. Auch während sehr warmer und trockener Wetterperioden sinkt sie niemals unter 85% ab.

Die mikroklimatischen Verhältnisse im Boden außerhalb des Bereiches der Nestdecksteine stimmten in den entsprechenden Tiefen mit denen innerhalb der westwoodi-Bauten (T_i und LF_i) überein. Der in Abb. 12 dargestellte Jahrestemperaturgang in einem einkammerigen Stenamma-Bau zeigt, daß von Oktober bis Anfang Dezember die Nestinnentemperatur teilweise beträchtlich über der Außentemperatur lag (ΔT : 3-6°C), vermutlich verursacht durch Verwesungs-

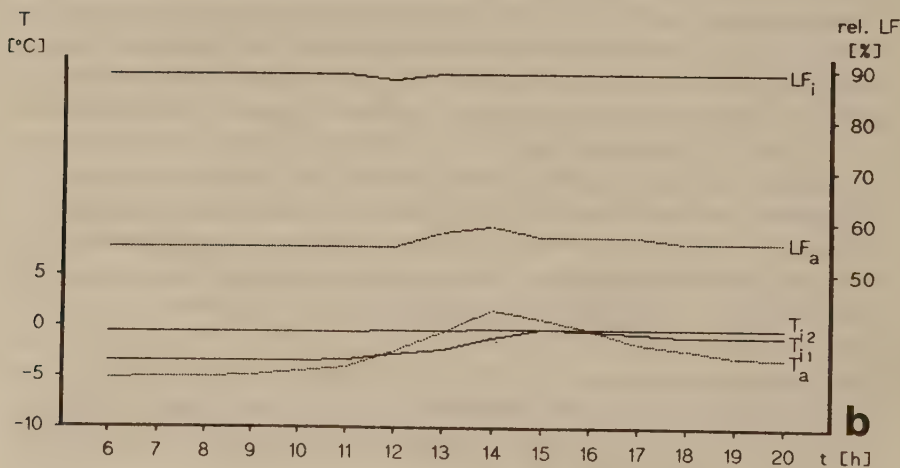
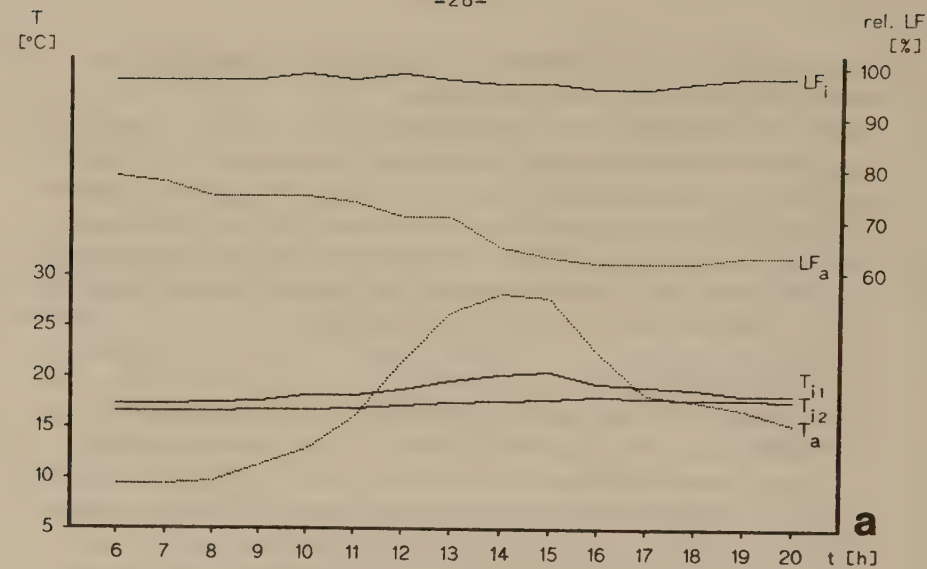


Abb. 11: Tagestemperatur- und Feuchtigkeitsgang in einem zweikammerigen *S. west-woodi*-Bau

a) Sommer (16.07.1987); b) Winter (02.03.1987)

T_a : Außentemperatur; T_{i1} : Innentemperatur der oberen Nestkammer (Tiefe : 19,5 cm); T_{i2} : Innentemperatur der unteren Nestkammer (Tiefe : 23,0 cm); LF_a : äußere Luftfeuchtigkeit; LF_i : innere Luftfeuchtigkeit (in der oberen Kammer gemessen)

prozesse, die, bis zum Einsetzen des Bodenfrostes, in der nach dem Laubfall stark angewachsenen Streuschicht ablaufen. Andererseits sind die Eigenheiten des Habitats und die Anlage der Nester unter dicken Steinen und Holzteilen, also schlechten Wärmeleitern (siehe 3.2.1), dafür verantwortlich, daß die Wiedererwärmung der Bauten im Frühjahr verhältnismäßig lange dauert. Erst Mitte April oder Anfang Mai erreichen die Nesttemperaturen Werte, die den Ameisen die Wiederaufnahme der vollen Aktivität gestatten (vgl. 3.4.2). Dies ist selbst dann der Fall, wenn die Nistplätze - bedingt durch die noch fehlende Belaubung der Gehölze - bereits im März der direkten Sonneneinstrahlung ausgesetzt sind.

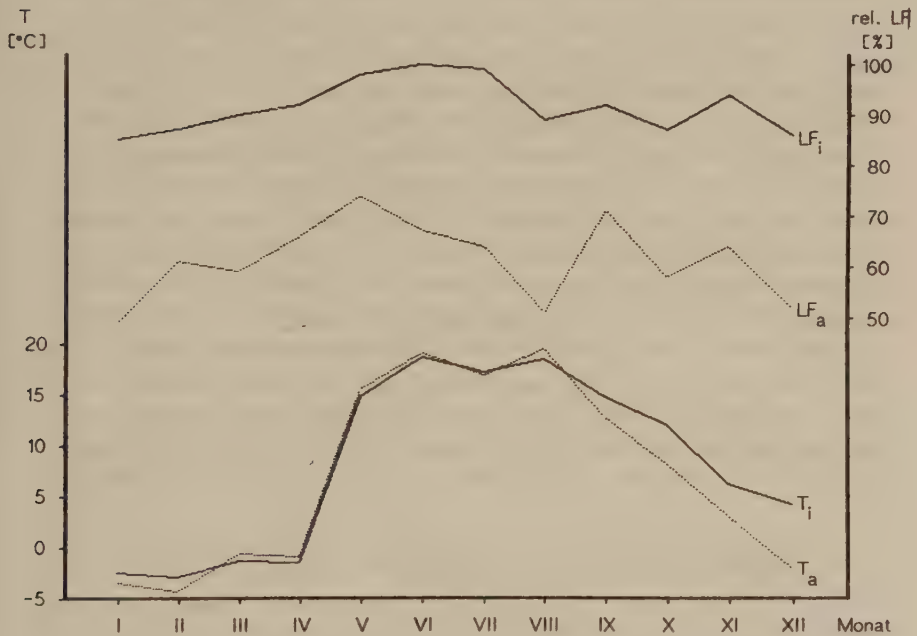


Abb. 12 : Jahrestemperatur- und Feuchtigkeitsgang (1986) in einem einkammerigen S. westwoodi-Bau (Tiefe: 21,0 cm)
T_a: Außentemperatur; T_i: Innentemperatur; LF_a: äußere rel. Luftfeuchtigkeit;
LF_i: innere rel. Luftfeuchtigkeit

In den Labornestern erwies sich S. westwoodi im Vergleich zu anderen Formicidenarten als ausgesprochen kälteadaptiert: Bei der allmählichen Erhöhung der Temperatur nach der Überwinterung (siehe 2.3) waren die Tiere in den Labornestern bereits ab etwa $+4^{\circ}\text{C}$ - wenn auch beschränkt - wieder bewegungsfähig. Bei ca. $+8^{\circ}\text{C}$ begannen sie, langsam im Nest umherzukriechen; auch gelegentliches Putzen konnte beobachtet werden. Die ersten $\varphi\varphi$ verließen die Nestkammern bei $+10^{\circ}\text{C}$. Bei einer Temperatur $+13^{\circ}\text{C}$ bis $+14^{\circ}\text{C}$ begannen die Ameisen mit der Aufnahme flüssiger Nahrung. Das gesamte Repertoire des Sozialverhaltens (z.B. Eintragen von Beute, Eiablage, Brutpflege) trat bei einer Erhöhung der Nesttemperatur auf $+16-17^{\circ}\text{C}$ auf.

Versuche mit einer Temperaturorgel ergaben, daß die von S. westwoodi bevorzugte Nesttemperatur bei etwa $+20,5^{\circ}\text{C}$ liegt.

Wurde die Temperatur in der Brutkammer auf mehr als $+26^{\circ}\text{C}$ (bei 95% rel. L.F.) erhöht, begannen die Tiere, eine auffallende Unruhe zu zeigen: Die Ameisen liefen aufgereggt umher und verließen die Nestkammern, wobei sie die Brut mit sich trugen. Ein Absenken der relativen Luftfeuchtigkeit auf Werte unter 80% hatte, unter Beibehalten der Vorzugstemperatur von $+19^{\circ}\text{C}$ bis $+21^{\circ}\text{C}$, den gleichen Effekt, auch wenn den Tieren gleichzeitig die Möglichkeit geboten wurde, in der Futterbox an einem Wassertropfen zu trinken. Erst nach Wiederherstellung der Normalbedingungen ($+21^{\circ}\text{C}$ bei 95% rel. L.F.) beruhigten sich die Tiere wieder und zogen sich nach 30 bis 40 Minuten in die Nestkammern zurück. S. westwoodi ist offensichtlich nicht fähig, die Luftfeuchtigkeit in den Brutkammern durch das Eintragen von Wasser zu erhöhen.

3.2.5 Koloniegröße und -zusammensetzung

In den Tabellen 1a-d, 2 und 3 (siehe unten) sind die bei den vierteljährlichen Auszählungen erhaltenen Daten der Jahre 1985 und 1986 zusammengefaßt. Sie geben Aufschluß über die Größe, Zusammensetzung und Entwicklung der 26 Oberführer Stenamma-Kolonien während eines Jahres.

Folgende Ergebnisse lassen sich ableiten:

a) Individuenzahlen

Die Kolonien von S. westwoodi sind, selbst wenn die meisten Brutstadien vorhanden sind (Juli), relativ klein (im Mittel nur ca. 50 $\varphi\varphi$ und 80 unreife Stadien). (Tabellen 1c und 3)

Nur verhältnismäßig wenige Kolonien (7,7%-15,4%) enthalten auch außerhalb der Aufzuchtzeit von Alaten mehr als 100 ♀♀. (Tabellen 1a-c)

Von Juli bis September sind die Individuenzahlen in den Kolonien - bedingt durch das Vorhandensein der diversen Brutstadien und der jungen Geschlechtstiere - am größten. (Tabellen 1c und d).

b) Königinnen

Die Völker von S. westwoodi sind in der Regel monogyn (92,3%), d.h. sie enthalten nur jeweils ein eierlegendes ♀; nur wenige Kolonien (7,7%) enthalten mehrere ♀♀. Die Anzahl fortpflanzungsfähiger ♀♀ wirkt sich nicht auf die Koloniegröße aus: Völker mit mehreren ♀♀ erreichen keine größeren Individuenzahlen als solche mit nur einem ♀ (Tabellen 1a-d).

c) Alaten

Geflügelte Geschlechtstiere werden nur von Kolonien mit $n_{\text{♀♀}} > 67$ produziert. Sie sind im Juli als Puppen, im September als Imagines vorhanden (Tabellen 1c und 1d). Ihr Anteil an den adulten Individuen pro Alaten produzierendes Nest beträgt durchschnittlich 26,4% (Tabelle 2).

Einige Alaten halten sich noch bis Ende September in den Mutternestern auf (Tabelle 1a). Im Frühjahr (März) enthalten die Kolonien keine Alaten mehr (Tabelle 1b). Eine Überwinterung geflügelter Geschlechtstiere in den Mutterkolonien findet also nicht statt.

Das Verhältnis von ♀♀ zu ♂♂ beträgt 1,0 : 1,1 (Tabelle 2). Damit übertrifft der Anteil der männlichen Geschlechtstiere den der weiblichen um 10%.

d) Brut

Das Verhältnis von ♀♀ zu Brut beträgt bei S. westwoodi annähernd 1 : 1 (Tabelle 3). Eier sind in den Kolonien von März bis September vorhanden. Die Eizahlen erreichen im Juli die höchsten Werte und nehmen zum September ab (Tabellen 1b-d). Larven sind in den Kolonien während des ganzen Jahres zu finden. Sie sind bei S. westwoodi das einzige unreife Stadium, das auch überwintert (Tabellen 1a-d).

Puppen (aller drei Kasten) sind, wie die Eier, nur während einer bestimmten Zeitspanne (Juli bis September) vorhanden.

Tabelle 1a: Nestpopulationen 23. - 29.11.1985

Kolonie Nr.	♀♀	♀♀	Alaten		Adulte gesamt	Eier	Larven	Puppen			Brutstadien gesamt
			♀♀	♂♂				♀♀	♀♀	♂♂	
1	36	1	-	-	37	-	16	-	-	-	16
2	11	1	-	-	12	-	14	-	-	-	14
3	104	1	2	4	111	-	93	-	-	-	93
4	6	1	-	-	7	-	11	-	-	-	11
5	77	1	-	-	78	-	59	-	-	-	59
6	48	1	-	-	49	-	67	-	-	-	67
7	116	1	-	-	117	-	78	-	-	-	78
8	3	1	-	-	4	-	-	-	-	-	-
9	66	-	-	-	66	-	32	-	-	-	32
10	139	2	-	-	141	-	106	-	-	-	106
11	13	1	-	-	14	-	21	-	-	-	21
12	57	1	-	-	58	-	73	-	-	-	73
13	42	-	-	-	42	-	15	-	-	-	15
14	89	1	-	-	90	-	112	-	-	-	112
15	32	1	-	-	33	-	47	-	-	-	47
16	50	-	-	-	50	-	61	-	-	-	61
17	8	1	-	-	9	-	4	-	-	-	4
18	37	1	-	-	38	-	31	-	-	-	31
19	92	-	-	-	92	-	114	-	-	-	114
20	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-
21	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-
22	98	3	-	-	101	-	105	-	-	-	105
23	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-
24	12	1	-	-	13	-	15	-	-	-	15
25	70	-	-	-	70	-	58	-	-	-	58
26	45	1	-	-	46	-	67	-	-	-	67

Tabelle 1b: Nestpopulationen 12. - 17.3.1986

Kolonie Nr.	♀♀		Alaten ♀♀ ♂♂		Adulte gesamt	Eier	Larven	Puppen ♀♀ ♂♂			Brutstadien gesamt
	♀♀	♀♀	♀♀	♂♂				♀♀	♀♀	♂♂	
1	29	1	-	-	30	-	14	-	-	-	14
2	10	1	-	-	11	-	14	-	-	-	14
3	98	-	-	-	98	7	87	-	-	-	94
4	6	1	-	-	7	-	11	-	-	-	11
5	79	1	-	-	80	-	42	-	-	-	42
6	40	1	-	-	41	-	84	-	-	-	84
7	120	-	-	-	120	5	69	-	-	-	74
8	5	1	-	-	6	-	-	-	-	-	-
9	63	1	-	-	64	-	40	-	-	-	40
10	118	2	-	-	120	11	93	-	-	-	104
11	13	1	-	-	14	-	25	-	-	-	25
12	56	-	-	-	56	-	69	-	-	-	69
13	45	1	-	-	46	2	15	-	-	-	17
14	80	1	-	-	81	6	109	-	-	-	115
15	32	1	-	-	33	-	41	-	-	-	41
16	41	1	-	-	42	-	69	-	-	-	69
17	10	1	-	-	11	-	4	-	-	-	4
18	35	-	-	-	35	-	24	-	-	-	24
19	87	1	-	-	88	4	109	-	-	-	113
20	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-
21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	85	3	-	-	88	5	91	-	-	-	96
23	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	1
24	12	1	-	-	13	-	15	-	-	-	15
25	58	-	-	-	58	-	63	-	-	-	63
26	40	1	-	-	40	2	56	-	-	-	58

Tabelle 1c: Nestpopulationen 23. - 29.7.1986

Kolonie Nr.	♀♀	♀♀	Alaten ♀♀ ♂♂		Adulte gesamt	Eier	Larven	Puppen ♀♀ ♀♀ ♂♂			Brutstadi- gesamt
1	37	1	-	-	38	19	21	13	-	-	53
2	13	-	-	-	13	5	18	7	-	-	30
3	107	1	-	-	108	ca. 50	83	34	14	18	ca. 200
4	7	1	-	-	8	8	7	2	-	-	17
5	76	-	-	-	76	ca. 50	42	26	10	11	ca. 140
6	51	1	-	-	52	23	29	34	-	-	86
7	131	1	-	-	132	ca. 50	47	25	17	18	ca. 160
8	8	1	-	-	9	4	9	8	-	-	21
9	70	-	-	-	70	ca. 30	43	19	7	11	ca. 110
10	123	2	-	-	125	ca. 40	36	23	21	18	ca. 140
11	17	1	-	-	18	16	8	5	-	-	29
12	63	1	-	-	64	24	32	20	-	-	76
13	42	-	-	-	42	38	24	11	-	-	73
14	67	-	-	-	67	32	57	-	-	-	89
15	40	1	-	-	41	3	38	44	-	-	85
16	47	1	-	-	48	35	29	15	-	-	79
17	13	1	-	-	14	12	21	6	-	-	39
18	29	-	-	-	29	-	37	27	-	-	64
19	95	-	-	-	95	ca. 50	69	26	15	13	ca. 170
20	1	1	-	-	2	4	2	1	-	-	7
21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	94	2	-	-	96	ca. 50	64	21	12	13	ca. 160
23	2	1	-	-	3	7	2	-	-	-	9
24	18	1	-	-	19	14	14	5	-	-	33
25	51	1	-	-	52	ca. 30	43	12	-	-	ca. 90
26	50	-	-	-	50	21	37	11	-	-	69

Tabelle 1d: Nestpopulationen 9. - 15.9.1986

Kolonie Nr.	♀♀	♀♀	Alaten ♀♀	♂♂	Adulte gesamt	Eier	Lar- ven	Puppen ♀♀	♀♀	♂♂	Brut- stadien gesamt	Alaten gesamt
1	39	-	-	-	39	7	42	12	-	-	61	-
2	14	1	-	-	15	-	15	3	-	-	18	-
3	113	-	23	26	162	14	92	13	-	-	119	49
4	11	1	-	-	12	3	6	6	-	-	15	-
5	87	1	12	13	113	-	60	2	-	-	62	25
6	43	1	-	-	44	5	35	28	-	-	68	-
7	143	-	25	30	198	ca. 20	53	11	1	2	ca. 90	58
8	14	1	-	-	15	5	8	1	-	-	14	-
9	82	1	13	11	107	11	48	10	-	-	69	24
10	115	2	20	17	154	-	68	23	-	3	94	40
11	28	-	-	-	28	-	32	-	-	-	32	-
12	74	1	-	-	75	16	50	19	-	-	85	-
13	59	1	-	-	60	2	63	-	-	-	65	-
14	85	1	-	-	86	9	56	9	-	-	74	-
15	65	-	-	-	65	-	29	1	-	-	30	-
16	49	1	-	-	50	4	70	17	-	-	91	-
17	21	1	-	-	22	8	25	-	-	-	33	-
18	36	1	-	-	37	-	61	8	-	-	69	-
19	110	1	24	27	161	8	118	-	1	-	127	51
20	5	1	-	-	6	3	12	1	-	-	16	-
21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	109	3	16	20	148	ca. 20	97	9	1	-	ca. 130	38
23	4	1	-	-	5	1	7	-	-	-	8	-
24	16	1	-	-	17	-	20	5	-	-	25	-
25	62	-	-	-	62	8	68	20	-	-	96	-
26	69	1	-	-	70	-	70	8	-	-	78	-

Tabelle 2: Anteil von Alaten (incl. Alatenpuppen) und Geschlechterverhältnis (9.- 15.9.1986)

Kolonie Nr.	n _{♀♀}	n _{♂♂}	Alaten gesamt	Adulte gesamt	Anteil Alaten %
3	23	26	49	162	30,2
5	12	13	25	113	22,1
7	26	32	58	198	29,3
9	13	11	24	107	22,4
10	20	17	37	154	24,0
19	25	27	52	161	32,3
22	16	20	36	148	24,3
Σ 7	135	146	281	1044	

Aus der Tabelle ergeben sich für die 7 Kolonien mit Alaten folgende Mittelwerte:

$$\bar{n}_{♀♀} : 19,3$$

$$\bar{n}_{♂♂} : 20,9$$

$$\bar{n}_{\text{Alaten}} : 40,1$$

Der mittlere prozentuale Anteil der Geschlechtstiere an der Nestpopulation betrug 26,4%.

Das Verhältnis von ♀♀ zu ♂♂ liegt bei 1 : 1,1.

Tabelle 3: Anteil von ♀♀ und Brutstadien sämtlicher Freilandkolonien (23.- 29.7.1986)

	Kolonien	♀♀	Brut	Eier	Larven	Puppen
Σ	25	1252	1991	565	812	584
$\bar{n}$		50,1	79,6	22,6	32,5	23,4

3.2.6 Synöken

3.2.6.1 Tierische Synöken

In der Nähe der Stenamma-Nester konnte sowohl im umgebenden Boden als auch unter den Decksteinen ständig eine große Anzahl von Kleinarthropoden festgestellt werden (vgl. 3.1.3.1). Besonders häufig waren Spinnen (Gttg. Coelotes Blackwall) mit ihren Eikokons oder Jungtieren und Asseln (Oniscus asellus (L.) und Porcellium conspersum (Koch)) unter den Neststeinen zu finden. Daneben hielten sich auch oft Chilopoden, Diplopoden und Collembolen in unmittelbarer Nähe der Bauten auf. In den Nestkammern selbst fand ich jedoch, trotz intensiver Suche, weder die oben genannten noch andere Arthropoden.

3.2.6.2 Pilze

In elf der 26 untersuchten Stenamma-Nestern (42,3%) waren die Wände der Kammern mit einem dünnen, bläulich grauen Pilzmyzel (Dicke ca. 0,1mm) überzogen. Auch in Kammern, die in den Spalten von Steinen angelegt waren, fand sich dieses Myzel. Ein Zusammenhang zwischen Koloniegröße oder -entwicklungsstand und der Anwesenheit des Pilzes konnte nicht festgestellt werden. Das Myzel war sowohl in kleinen als auch in großen Kolonien vorhanden. Während der Jahre 1985 bis 1987 war der Pilz ausschließlich in den gleichen Nestern vorhanden.

Der Pilz wurde von Frau Dr. KAHLAU (Landesuntersuchungsamt Südbayern) als Trichoderma spec. (Fungi imperfecti) identifiziert. Wahrscheinlich lebt er von Nahrungsresten und anderen organischen Substanzen, die in den Nestkammern von S. westwoodi reichlich anfallen (vgl. 3.3.4.4).

Die auf den Abfällen der Stenamma-Kolonien zahlreich vorhandenen anderen Pilze wurden als Penicillium spec., Mucor spec. und Rhizopus nigricans bestimmt.

Wie die von Frau Dr. KAHLAU durchgeführten Tests ergaben, zeigte Trichoderma das stärkste Wachstum bei einer Temperatur von +22°C. Temperaturen von +4°C, +15°C und +28°C hemmten das Wachstum. Kulturversuche mit Trichoderma spec. und Penicillium spec. auf gemeinsamem Nährboden zeigten, daß die beiden Myzelien zu-

einander "Distanz" hielten, sich also in beschränktem Maße am Wachstum hinderten. Eine Vernichtung eines der beiden Pilze durch den anderen trat nicht ein.

3.2.7 Konkurrenten und Feinde

3.2.7.1 Konkurrenten

Als Nahrungskonkurrenten fungieren wohl vornehmlich andere carnivore Arthropoden, wie die Spinnen der Gattung Coelotes Blackwall und Chilopoden (Lithobius piceus Koch), die ihren Lebensraum mit S. westwoodi teilen. Vermutlich tritt Coelotes auch als Konkurrent von Stenamma um Nistplätze auf. Das Verschwinden einiger kleiner Kolonien, das mit der Okkupation der Nestkammern durch Coelotes-♀♀ mit ihren Jungen einherging (vgl. 3.2.7.2), deuten darauf hin. Andere Ameisenarten dürften im Gebiet aufgrund der mikroklimatischen Besonderheiten des von S. westwoodi bewohnten Habitats (siehe 3.2.1) kaum eine Rolle als Konkurrenten spielen.

Mikroklimatische Veränderungen an den Nistplätzen können diesbezüglich jedoch innerhalb kurzer Zeit eine völlige Wandlung bewirken: An Fundort I führte das durch den "Ulmenrost" (Ceratocystis ulmi, Ascomycetes) verursachte flächige Absterben der Flatterulme (Ulmus laevis Pall.), das seit Juni 1986 verstärkt auftrat, zu einer erheblichen Veränderung der mikroklimatischen Verhältnisse. Die ganzjährige Sonneneinstrahlung durch Ausfall der Beschattung verursachte eine Erhöhung der Temperatur und hatte eine Verringerung der Feuchtigkeit in den oberen Bodenschichten (O_1 -, O_f - und O_h -Horizont) zur Folge. Die Bodentemperatur in 10cm Tiefe betrug nun beispielsweise am 12. und 13. Juni 1987 bei sonnigem, warmen Wetter $+22,5^{\circ}\text{C}$ bzw. 23°C , die rel. Luftfeuchtigkeit nur 75% (vgl. 3.2.5). Gleichzeitig wurde eine Beleuchtungsstärke von ca. 5000 Lux gemessen. Dies ist 100mal mehr als beim ehemaligen, voll belaubten Zustand (siehe 3.2.1).

Die Ansiedelung anderer, etwas wärmeliebenderer Ameisenarten ist sicher auf diese Veränderungen zurückzuführen. Am 7. Mai 1987 wurden an Fundort I erstmals zwei Jungkolonien von Lasius niger (9 bzw. 13 adulte Tiere) und drei entflügelte ♀♀ von Myrmica laevinodis in ihren Gründungsnestern gefunden. Die Lasius niger-Nester lagen unter den Decksteinen der kleinen

Stenamma-Kolonien 4 und 8 (vgl. 3.2.5), die selbst nicht mehr vorhanden waren.

Die intraspezifische Konkurrenz der S. westwoodi-Völker ist nur schwach ausgeprägt: Eine Beseitigung kleinerer Kolonien oder koloniegründender ♀♀ durch größere, etablierte Völker (= "spacing" nach WILSON 1971) habe ich nicht beobachtet.

S. westwoodi-Kolonien können auch durch die Tätigkeit von grabenden Kleinsäugetern vernichtet werden. Unter den Decksteinen der Kolonien 6, 8 und 25 fand ich im März 1987 die Gänge von Wühlmäusen (Arvicolidae), die Ameisen waren verschwunden.

3.2.7.2 Freßfeinde

Als Freßfeinde von S. westwoodi konnte ich vor allem Spinnen ermitteln. In den Fangnetzen von Coelotes, die in der Nähe der Ameisenkolonien angelegt waren, fand ich regelmäßig auch Überreste von Stenamma: In einem Coelotes-Netz, das sich unter dem Deckstein von Kolonie 12 befand, hingen die Reste von 14 ♀♀ und einem ♂. Möglicherweise können Spinnen, die sich unter den Neststeinen etablieren, kleinere Stenamma-Kolonien auch vertreiben oder vernichten. Unter dem Stein des individuenarmen Volkes Nr. 17 wurden im März 1987 anstelle der Ameisenkolonie ein Fangnetz mit den Überresten von vier Stenamma-♀♀ festgestellt.

Als Feinde der jungen Geschlechtstiere kommen auch andere Ameisenspezies in Betracht: Während der Schwärmzeit im Oktober 1985 beobachtete ich mehrfach ♀♀ von Myrmica laevinodis beim Abtransport noch lebender männlicher Geschlechtstiere von S. westwoodi.

3.2.7.3 Mykosen

In einem der Stenamma-Nester (Kolonie 15), das kein Trichoderma-Myzel beherbergte, fand ich während des Sommers 1986 wiederholt tote ♀♀, die mit einem hellgrünen Myzel überwuchert waren. Nach dem Umsetzen dieser Kolonie in ein Kunstnest im März 1987, verendeten in den folgenden Wochen immer wieder einzelne Tiere. Zunächst traten bei den befallenen Ameisen Lähmungen an den Antennen und Vorderbeinen auf. Nach etwa zehn bis 12 Stunden waren alle Gliedmaßen immobilisiert. Die Tiere verhielten sich inaktiv; auf Berührungen mit den Antennen, Belecken etc. durch die Nestgenossinnen reagierten sie nicht mehr. Nach zwei bis drei Tagen starben sie schließlich. Bereits vor ihrem Tod wur-

den sie von ihren Nestgenossinnen aus der Brutkammer gezerzt und zum Abfallhaufen transportiert. In den folgenden 48 Stunden durchbrachen zunächst weißgefärbte Pilzfäden die Intersegmentalhäute der Gliedmaßen und des Gasters. Diese Myzelien färbten sich mit Ausreifung der Sporen allmählich grün. Frau Dr. KAHLAU identifizierte den Pilz als Penicillium spec., der mit der in Absatz 3.2.6.2 erwähnten Art identisch ist. Innerhalb der folgenden drei Monate starb die Kolonie 15 aus, nachdem auch die gesamte Brut befallen worden war. Eine derartige Pilzinfektion kann sicher auch im Freiland ganze Kolonien vernichten, da die Bedingungen im Lebensraum von Stenammas dem Pilzwachstum besonders förderlich sind (vgl. 3.2.1).

3.3 S. westwoodi : Lebensweise

3.3.1 Jahreszeitliche Periodik

Über die Aktivitäten der S. westwoodi-Kolonien im Jahresverlauf ergaben, außer regelmäßigen Inspektionen, auch die Barberfallenfänge Auskunft. Die Anzahl der während eines bestimmten Zeitabschnittes (im vorliegenden Fall jeweils vier Wochen) gefangenen Tiere ließen Rückschlüsse auf die Aktivität der Tiere außerhalb des Baues in dieser Zeitspanne zu.

Es zeigte sich, daß auch an Orten mit relativ hoher Kolonien- und damit Populationsdichte, wie z.B. an Fundort III (siehe 3.2.3), nur verhältnismäßig wenige Individuen von S. westwoodi in die Fallen gerieten. Dies dürfte mit der Art des Nahrungserwerbs dieser Ameisenart (vgl. 3.3.3.1) in Zusammenhang stehen. Trotzdem erlauben die erhaltenen Daten Rückschlüsse auf die jahreszeitliche Aktivität der Kolonien.

Die Abbildungen 13a und b zeigen die Fangergebnisse der Jahre 1985 und 1986.

Sie können folgendermaßen interpretiert werden:

S. westwoodi wird im Frühjahr erst verhältnismäßig spät - ab April - außerhalb der Bauten aktiv. Dies ist wohl auf die langsame Erwärmung des Bodens und damit der Nester (vgl. 3.2.4) zurückzuführen. Der Höhepunkt der Auslaufaktivität liegt in den Monaten Juni und Juli. (In dieser Zeit zeigen die Fallenfänge ein Maximum.) S. westwoodi verläßt aber auch noch sehr spät im Jahr (November) ihre Bauten. Diese verlängerte Aktivität wird durch

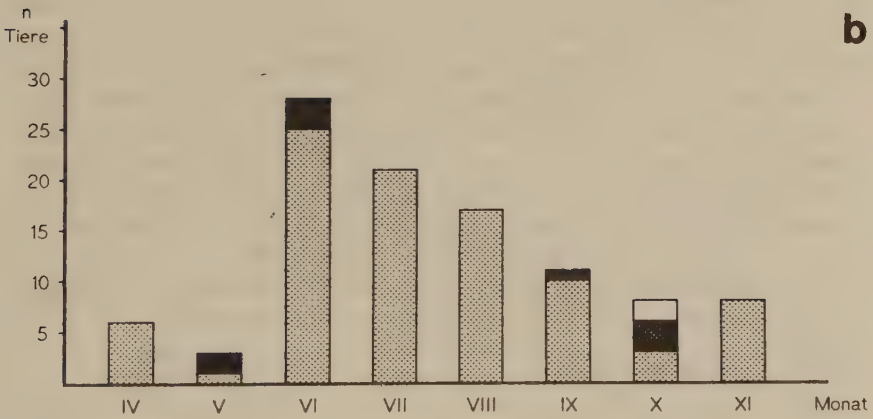
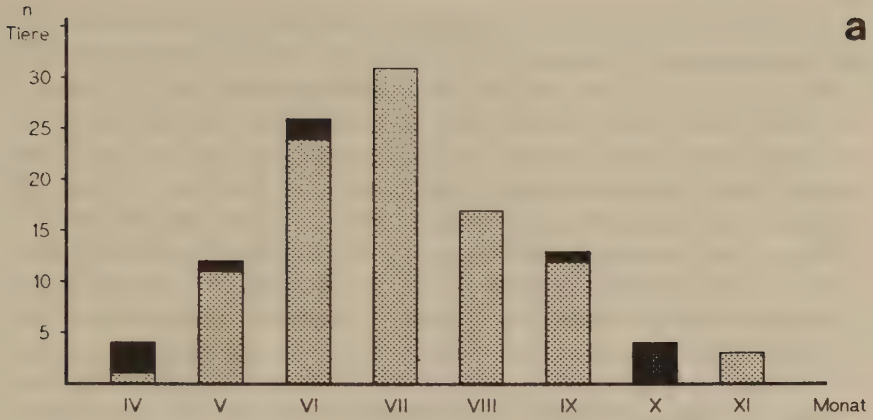


Abb. 13: Barberfallenfänge von *S. westwoodi*
a) 1985; b) 1986

♀♀ (ungeflügelt); ♀♀ (geflügelt); ♂♂

die beim Abbau der am Boden liegenden Laubmassen freiwerden-
de Zersetzungswärme ermöglicht, die auch für die erhöhte Nest-
innentemperatur zu dieser Zeit verantwortlich sein dürfte (siehe 3.2.4). Von den insgesamt 208 Tieren in den Barberfallen waren elf ungeflügelte vorjährige ♀♀ und neun geflügelte Tiere (7 ♀♀ und 2 ♂♂) sowie zwei ungeflügelte ♀♀, die in den Monaten September und Oktober gefangen wurden. Bei den ungeflügelter ♀♀ im Frühling und Sommer handelte es sich sicher um koloniegründende Tiere, die auf Nahrungssuche waren. Sie zeigten bei der Sektion die für koloniegründende ♀♀ typischen Merkmale: eine degenerierte Flugmuskulatur, stark entwickelte Ovarien und ein gefülltes Receptaculum seminis. Die Alaten im Herbst waren beim Hochzeitsflug, die zwei entflügelter ♀♀ - bereits begattet, wie die Präparation zeigte - wohl bei der Nistplatzsuche in die Fallen geraten (vgl. 3.3.5.2).

3.3.2 Überwinterung

Zur Untersuchung der Überwinterungsweise wurden am 2. Dezember 1986 drei Nester (Nummern 1, 13 und 19) geöffnet. An diesem Tag war der Himmel bedeckt, die Außentemperatur betrug -3°C . Die Innentemperaturen der Nester lagen bei $-0,8^{\circ}\text{C}$, -1°C und $-0,5^{\circ}\text{C}$, die relative Luftfeuchtigkeit in den Bauten bewegte sich zwischen 82% und 84%. Die Ameisen saßen, zusammen mit ihrem ♀, regungslos und eng aneinandergedrängt in der Mitte der Nestkammer. Die Brut, ausschließlich Larven von ca. 1,0-2,0mm Länge, befand sich unter den Tieren. Die Wände der Nestkammern waren mit einer dünnen Eisschicht überzogen. Das gleiche Bild zeigte sich bei der Öffnung derselben Nester am 26. Februar 1987. Die ersten freilaufenden Tiere außerhalb der Bauten wurden am 23. April bei einer Bodentemperatur von $+15,5^{\circ}\text{C}$ gefunden.

3.3.3 Ernährung

3.3.3.1 Nahrungsrevier

Während ca. 150 Beobachtungsstunden verfolgte ich bei 52 Individuen die Nahrungssuche auf der Bodenoberfläche oder in der Streuschicht bzw. die Rückkehr mit Beute zum Nest.

Die ♀♀ verlassen zur Nahrungssuche das Nest stets einzeln; erfolgreiche Sammlerinnen transportieren ihre Beute ebenfalls ausschließlich einzeln zum Nest. Beim Fouragieren entfernen sich

die Tiere nicht weit von ihren Bauten. Die größte Entfernung vom Nest, in der markierte $\varphi\varphi$ gefunden wurden, betrug 72cm. Für das zur Nahrungssuche zur Verfügung stehende Revier ergibt sich damit eine Fläche von etwa $1,60\text{m}^2$.

Der größte Teil der $\varphi\varphi$ dürfte aber unterirdisch fouragieren. Im Verlauf der Boden- und Nestuntersuchungen fand ich vor allem in der Nestumgebung stets zahlreiche $\varphi\varphi$, die in den Gängen und Hohlräumen der Humusschicht (O_h -Horizont) umherkrochen. Dank ihrer geringen Körpergröße können die Tiere diesen Bereich ihres Lebensraumes für die Nahrungssuche nutzen. Die größte Tiefe, in der ich noch einzelne Stenamma- $\varphi\varphi$ feststellte, betrug 30cm. Der für die Nahrungssuche zur Verfügung stehende Raum umfaßt damit ein Volumen von ca. $0,5\text{m}^3$. Das tatsächliche Revier dürfte aber, bedingt durch die Bodenstruktur (siehe 3.2.1), um ein Vielfaches größer sein.

3.3.3.2 Nahrungsspektrum

Die Art- bzw. Gattungsbestimmung der eingetragenen Beutetiere war meist nicht möglich, da es sich größtenteils um Jugendformen (Spinnen, Myriapoden) und Larven (Insekten) handelte, die zudem meist beschädigt waren. Die Nahrungstiere wurden aus mindestens acht Tiergruppen gestellt. Die Körperlänge der eingetragenen Beute lag zwischen 0,5mm und 3,0mm. In den Labornestern trugen die Ameisen auch größere und schwerere Beutetiere (Körperlänge bis zu 5,6mm) ein, indem sie sie einzeln oder zu mehreren mit den Mandibeln an den Extremitäten ergriffen und in Richtung Nestkammer zogen.

Tabelle 6: Beutespektrum von S. westwoodi (März bis Ende Oktober 1987)

Gruppe	Anzahl	Körperlänge [mm]	Anteil [%]
1) Nematoda	3	0,8-2,0	6,5
2) Araneae	3	1,8-2,0	6,5
3) Isopoda	4	1,5-2,0	8,7
4) Chilopoda	1	3,0	2,2
5) Diplopoda	2	1,9	4,3
6) Collembola	9	0,5-2,2	19,6
7) Homoptera (U.-Ordnung: Aphidina)	6	1,5-2,0	13,0
8) Diptera	5	2,0-3,0	10,9
9) nicht determinierbare	13	0,5-3,0	28,3
Gesamtzahl		Größenbereich	Insgesamt
46		0,5-3,0mm	100%

Aus Tabelle 6 ist ersichtlich, daß S. westwoodi außer Bodenorganismen der Meso- und Makrofauna (EISENBEIS und WICHARD, 1985) auch Kleinarthropoden aus anderen Lebensräumen als Nahrung nutzt. Besonders Homoptera und Diptera, die aus der Baum- und Strauchschicht zu Boden fallen und dort verenden, stellen eine wichtige zusätzliche Nahrungsquelle dar.

Die Ernährungsweise von S. westwoodi ist, wie sich auch an den Laborkolonien zeigte, vorwiegend, aber keineswegs ausschließlich carnivor.

Im Freien konnten insgesamt 19 ♂♂ bei der Aufnahme von Honigtau beobachtet werden, der sich auf der Oberfläche am Boden liegender Blätter befand. In den Labornestern nahmen die Tiere aller Kasten auch bisweilen eine regelmäßig neben der Fleischnahrung angebotene Fruchtmus-Honig-Mischung auf. In den ersten drei bis vier Tagen nach der Überwinterung ernährten sich die Ameisen sogar fast ausschließlich von dieser zuckerhaltigen Diät, bevor sie wieder begannen, Beutetiere einzutragen.

Wenn keine andere Kost zur Verfügung stand, fraßen die Tiere auch stärkehaltige Nahrung, wie z.B. weichgekochte Nudeln.

3.3.3.3 Jagdmethoden

Das Verhalten bei der Erbeutung kleiner Arthropoden konnte fünfmal unter Freilandbedingungen an oberirdisch jagenden Tieren beobachtet werden.

Während der Nahrungssuche bewegen sich die Stenamma-♂♂ auf dem Boden oder in der Streuschicht langsam vorwärts. Dabei dringen sie oft in Spalten oder zwischen vermodernde Blätter ein und verschwinden dort.

Besonderes Interesse zeigen die Ameisen an verendeten, kleinen "Würmern" oder Arthropoden. Fündig geworden, bleiben sie ruckartig stehen. Es folgt einige Sekunden lang intensives Betasten und Prüfen mit den Antennen. Anschließend wird die Beute mit den Mandibeln ergriffen, angehoben und, je nach Beutegröße und räumlichen Bedingungen, vorwärts oder rückwärts kriechend weggetragen. Vor dem Ergreifen der Beute krümmen die Tiere ihren Gaster bisweilen nach vorne, ganz ähnlich der Stellung beim Stechen. Auch ein mehrfaches Beißen der Beute und anschließendes Belecken der Bißstellen beobachtete ich vereinzelt.

Während des Abtransportes ihrer Beute legen die Tiere, wie auch während der Nahrungssuche, nicht selten "Ruhepausen" von

wenigen bis zu 40 Minuten Dauer ein. Sie bleiben dabei unter einem Stein, einem abgefallenen Blatt oder Zweig regungslos sitzen, die Beine an den Körper angelegt. Das Beutetier wird dabei entweder mit den Mandibeln gehalten oder auch in Reichweite abgelegt. Nach Beendigung der Pause setzen die Ameisen den Heimtransport der Beute fort.

Unter Laborbedingungen unterblieben derartige "Ruhepausen" (vielleicht aufgrund der zu geringen Entfernung vom Futterplatz zum Nest), ansonsten zeigten die Ameisen jedoch das gleiche Verhalten wie oben beschrieben.

S. westwoodi ist jedoch nicht auf tote Beutetiere angewiesen, sondern jagt auch kleine Nematoden, Oligochaeten und Arthropoden. Die Jagd auf lebende Beute konnte im Freiland aber nur einmal beobachtet werden (23.7.1987):

Eine fouragierende ♀, die auf einen ca. 2mm langen Collembolen traf, blieb abrupt stehen, öffnete weit ihre Mandibeln und stieß mehrfach ruckartig in Richtung des Springschwanzes vor. Dieser flüchtete in eine etwa 1mm breite Bodenspalte, in die ihm die Stenammina-♀ folgte. Nach ca. fünf Sekunden kam die Ameise rückwärts kriechend aus der Spalte hervor, den noch zappelnden Collembolen mit den Mandibeln fest in der Körpermitte umklammernd. Nun krümmte die Ameise den Gaster mehrmals hintereinander nach vorne, in Richtung der Beute. Unter tastenden Bewegungen der Gasterspitze brachte sie einen Stich mit ihrem kräftig entwickelten Stachel an und blieb dann regungslos sitzen. Bereits nach wenigen Sekunden wurden die Bewegungen des Springschwanzes langsamer. Nach etwa einer halben Minute begann die ♀ mit dem Abtransport ihrer Beute.

In den Labornestern machten die Tiere regelmäßig Jagd auf zugesetzte, noch lebende Taufliegen (Drosophila spec.) und Collembolen, die im wesentlichen wie oben beschrieben, ablief. Sich wehrende Beute wurde, meist im thorakalen Bereich, ein- oder mehrfach gestochen und gebissen. Mit ihren Bissen fügten die S. westwoodi-♀♀ den Beutetieren größere Wunden zu (siehe Abb. 14). Innerhalb von 30-60 Sekunden trat stets deren Lähmung ein. Die rasche Immobilisierung der Beute ist sicher auf die Wirkung des Stachelgiftes zurückzuführen.

Wurden die Ameisen am Zusteichen gehindert, blieben die Beu-

tetiere, trotz ihrer starken, durch Bisse verursachten Verletzungen, noch mehrere Stunden am Leben.

In den Laborkolonien kam gelegentlich auch ein gemeinsamer Abtransport der Beute durch zwei oder mehrere Tiere vor.

Außer den ♀♀ gehen auch die jungen, koloniegründenden ♀♀ auf Nahrungssuche. Dafür spricht der Fund zweier Jung-♀♀ (15. April 1986), in deren Gründungskammern neben den Eiern angefressene Kadaver von Collembolen lagen.

Auch die Fallenfänge von insgesamt 11 begatteten ♀♀ während der Jahre 1985 und 1986 (siehe 3.3.1, Abb. 13a, b) belegen ein derartiges Verhalten: Bei der Präparation zeigten alle diese Tiere eine degenerierte Flugmuskulatur, ein gefülltes Receptaculum seminis und $\pm$ stark entwickelte Ovarien mit Corpora lutea; es handelte sich also um ♀♀, die bereits die Koloniegründung vollzogen und Eier gelegt hatten.

Im Labor verließen die jungen Königinnen regelmäßig ihre Nester, um Nahrung aufzunehmen und - falls bereits vorhanden - für ihre Larven einzutragen. Bei der Jagd und beim Beutetransport verhielten sie sich wie die ♀♀.

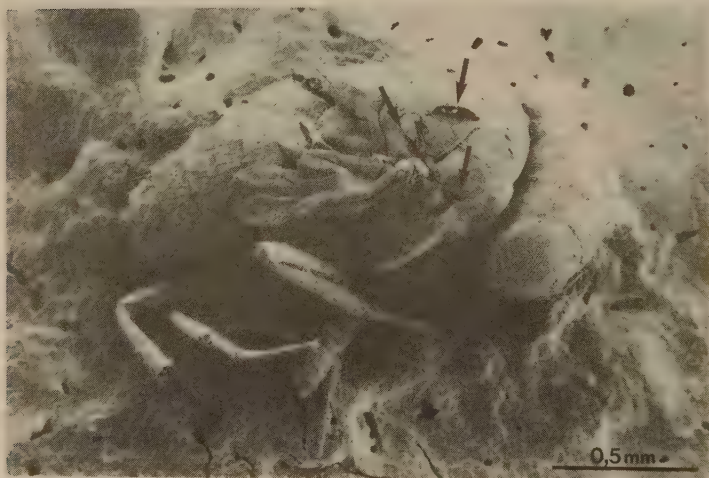


Abb. 14: von einer S. westwoodi-♀ getötetes Beutetier (Drosophila funebris Fabricius, stummelflügelige Form). Beachte die starken, durch Bisse verursachten Verletzungen am Thorax (Pfeile)!

3.3.4 Sozialverhalten

3.3.4.1 Körperpflege

Die Ameisen in den Laborkolonien verbrachten sowohl tagsüber als auch nachts die meiste Zeit regungslos im Nest sitzend, mit an den Körper angezogenen Beinen. Dabei bildeten sie häufig Ansammlungen von mehreren eng beisammensitzenden Tieren. Ein Teil der $\varphi\varphi$ war stets über die Nestkammer verteilt; die Individuen hielten dabei einen Abstand von 1-2mm voneinander. Eine bevorzugte "Cluster"-Bildung um die Königinnen konnte ich nicht feststellen.

Fast ständig gab es in den "Clustern" einzelne Tiere, die sich selbst putzten oder ihre Nachbarinnen reinigten. Dabei beleckten sie bevorzugt Gasteroberseite und -ende, Kopf und - v.a. nach vorheriger Nahrungsaufnahme - die Mandibeln des Partners. Dieser verhielt sich während des Putzvorganges weitgehend passiv. Bisweilen beteiligte sich auch ein drittes Tier an der Reinigung. Der gesamte Vorgang nahm wenige Sekunden bis mehrere Minuten in Anspruch. Auch die Königinnen wurden auf diese Weise gereinigt. Bei jungen, geflügelten Geschlechtstieren beleckten die $\varphi\varphi$ auch ausgiebig die Oberseiten der Flügel, die jedoch nicht ausgebreitet wurden.

3.3.4.2 Brutpflege

Bei der Eiablage krümmen die $\varphi\varphi$ ihren Gaster nach vorne und erfassen das austretende, kugelförmige Ei ($\emptyset$ 0,2mm) mit den Mandibeln.

In den Laborkolonien deponierten ältere Königinnen die frischgelegten Eier in der Regel auf dem Boden der Nestkammer. Dort blieben sie häufig längere Zeit (manchmal bis zu 30 Minuten) unbeobachtet liegen, bevor sie von $\varphi\varphi$ aufgenommen und einem Eihäufchen hinzugefügt werden. Auch junge, koloniegründende $\varphi\varphi$ ließen ihre Eier oft einige Zeit liegen, bevor sie sie weiter versorgen.

Beobachtungen in den Kunstnestern zeigten, daß die $\varphi\varphi$ alle Brutstadien regelmäßig, besonders intensiv aber die Eier und die kleinen Larven, belecken.

An den Freilandnestern konnte ich beim Abheben der Decksteine jeweils für einige Minuten die Verteilung der Jugendstadien im Bau

studieren, bevor die ♀♀ sie in Sicherheit brachten:

Die Brut ist, wie in den Kunstnestern, über den gesamten Boden der Nestkammer verteilt. Größere Larven hängen häufig auch an den Wänden und der Decke (= Steinunterseite) des Nestes. Dabei sind ihnen Borsten mit ankerförmigen Enden behilflich. Die Eier sind zu Häufchen von 20-30 Stück vereint und liegen meist im zentralen Kammerbereich am Boden. Diese Eipakete enthalten auch die frischgeschlüpften Larven (Körperlänge: 0,25mm). Kleine Larven (Körperlänge: 0,3-0,4mm) sind zu Päckchen von 6-8 Individuen vereint. Größere Larven (ab ca. 0,45mm Körperlänge) liegen dagegen stets einzeln, wie die Puppen, in einem Abstand von 1-2mm voneinander in den Nestkammern.

Bei einkammerigen Bauten war eine besondere Aufteilung der Larven und Puppen auf bestimmte Nestbezirke nicht festzustellen. In mehrkammerigen Nestern befinden sich die Eier und Larven meist in den tiefergelegenen Kammern. Praepuppen und Puppen (sowohl unreife weiße, als auch bereits ausgefärbte, schlüpfreife) sind, getrennt von den Larven, in den oberen Kammern deponiert. Auch frischgeschlüpfte adulte Tiere, kenntlich an ihrer hellen, honiggelben Färbung, halten sich zwischen den Puppen auf. Die Altköniginnen sind fast immer in der Nähe der Eihäufchen und Junglarven zu finden.

3.3.4.3 Verteilung der Nahrung

Die Nahrungssammlerinnen von S. westwoodi tragen ihre Beute stets als Ganzes ein und deponieren sie in den Nestkammern (siehe 3.3.3). In den Freilandnestern wurden während der gesamten warmen Jahreszeit ständig mehr oder weniger stark angefressene Kadaver von Beutetieren gefunden.

In den Labornestern suchten hungrige adulte Tiere die abgelegte Beute auf und fraßen daran. Auch die Altköniginnen und die jungen, geflügelten Geschlechtstiere fraßen selbständig an der von "Außendiensttieren" herbeigebrachten Fleischnahrung.

Hungrige Larven, mit Ausnahme der Eilarven von etwa 0,25 mm Länge, die noch in den Eipaketen liegen und dort benachbarte Eier verzehren, machten die ♀♀ durch Auf- und Abkrümmen ihres beweglichen Vorderkörpers auf sich aufmerksam. Ich beobachtete, wie solche Larven regelmäßig von den Brutpflegerinnen aufgenommen und - meist zu mehreren - an eingebrachte Beutetiere "angesetzt"

wurden. Je nach deren Größe kamen dabei 1-6 Larven auf einen Kadaver. Dazu hielten die ♀♀ die Larven einige Sekunden so, daß deren Vorderende leicht an die Kutikula der Beute angedrückt wurde. Dabei wurden die weniger sklerotisierten Bereiche, wie die Intersegmentalhäute von Abdomen oder Gelenken, bevorzugt. Bereits nach wenigen Sekunden hingen die Larven fest an der Beute und wurden von den Pflegerinnen losgelassen. Im Verlauf der nächsten Stunden fraßen sich die Larven, mit dem Vorderende voran, bis zu etwa einem Drittel oder der Hälfte ihrer eigenen Körperlänge in den Körper größerer Nahrungstiere hinein (Abb. 15).



Abb. 15: *S. westwoodi*-Larven beim selbständigen Fressen an einem Fliegenkadaver (Freilandaufnahme).

In der Regel wurden die Larven von den Pflegerinnen nach ca. zwei bis drei Stunden mit den Mandibeln an dem hervorragenden Körperabschnitt ergriffen und von der Beute entfernt. Dies geschah meist, bevor das Beutetier gänzlich verzehrt war. Die Larven sind außerdem, wenn auch nur in beschränktem Maße, fähig, ihre Beute ohne Hilfe adulter Tiere zu erreichen. Dies war z.B. der Fall, wenn die eingetragene Nahrung direkt auf den Larven oder in Reichweite ihres Vorderendes deponiert wurde. Ein Austausch flüssiger, aus dem Kropf hochgewürgter Nahrung

zwischen adulten Tieren oder deren Weitergabe an die Larven (Trophallaxis) konnte nicht beobachtet werden, auch nicht bei einem "Hungertest":

Dazu wurden fünf Gruppen von jeweils zehn individuell markierten und aus der gleichen Kolonie stammenden ♂♂ verschiedenen Alters (kenntlich an der unterschiedlich ausgeprägten Pigmentierung der Kutikula) zusammen mit jeweils zehn Larven verschiedener Größe für zehn Tage ohne Nahrung unter Normalbedingungen (21°C, 95% rel. L.F.) gehalten. Nach Beendigung der "Fastenzeit" durften je fünf Tiere pro Gruppe flüssige, mit Farbstoff (Eosin) versetzte Nahrung (Honig-Fruchtmus) aufnehmen und wieder zu ihren hungrigen Nestgenossinnen heimkehren. Derart gefütterte Tiere zeigten bei der Präparation eine intensive Rotfärbung ihres Kropfinhaltes. 1, 2, 5, 10 und 24 Stunden nach der Rückkehr der Gefütterten wurden die daheimgebliebenen ♂♂ und die Larven seziiert. Eine Rotfärbung konnte ich weder im Kropf der ♂♂ noch im Verdauungstrakt der Larven feststellen.

3.3.4.4 Abfallbeseitigung

In den Freilandnestern befinden sich Nahrungsreste, tote Ameisen und anderer Abfall meist im peripheren Bereich der Nestkammern. Oft werden die Abfälle auch am oberen Rand der Kammern, unmittelbar unter den Decksteinen abgelegt. Außerdem fand ich "Mülldeponien" auch in blind endenden Gängen.

In den Kunstnestern trugen die Ameisen die Abfälle oft längere Zeit umher, bevor sie sich ihrer entledigten. Dieses Verhalten fiel besonders beim Umgang mit toten Nestgenossinnen auf, die sie manchmal bis zu fünf Tagen im Nest umhertrugen, bevor sie sie beseitigten. Während dieser Zeit zerlegten die Ameisen die toten Tiere meist, wobei der Gaster vom übrigen Körper abgetrennt wurde. Ein Auffressen der Leichen konnte ich allerdings nicht nachweisen. In den Kunstnestern, die von kleinen Völkern (< 20 Tiere) oder von Jungkolonien bewohnt waren, wurden die Abfälle im peripheren Bereich der Nestkammern abgelagert. Die größeren Völker brachten ihren Müll dagegen entweder in einer Ecke der "Nestbox" oder in der dafür vorgesehenen "Futter-" und "Abfallbox" unter. Insgesamt waren die S. westwoodi-Kolonien bei der Reinhaltung ihrer Nester aber weniger sorgfältig als andere Ameisenarten (z.B. Pogonomyrmex- und Solenopsis-Spezies; Sudd 1967).

3.3.4.5 Alarm und Verteidigung

Bei Störungen, wie z.B. dem Abheben des Decksteines vom Nest, verharren die meisten Tiere zunächst einige Zeit regungslos. Nach etwa fünf bis zehn Sekunden beginnen die Ameisen, sich, unter Zurücklassen der Brut, in Sicherheit zu bringen. Dabei laufen sie auseinander und versuchen, sich in Bodenspalten, zwischen verrotteten Blättern oder - falls vorhanden - in tiefergelegene Nestkammern zurückzuziehen. Besonders empfindlich auf Störungen reagieren die ♀♀; sie flüchten fast immer sofort in die Tiefe. Nur einzelne ♀♀ tragen bereits während dieser "Fluchtphase" Eier, Larven und Puppen fort. Der eigentliche Abtransport der unreifen Stadien erfolgt stets erst einige Zeit später (nach fünf bis zehn Minuten, manchmal auch erst nach einer halben bis einer Stunde). Größere Völker beginnen eher, ihre Brut wegzutragen als kleine. Sowohl in den Freiland- als auch in den Labor-kolonien konnte beobachtet werden, daß sich auch Altköniginnen und geflügelte ♀♀ am Abtransport der Brut beteiligen.

Starke Störungen, wie das Ergreifen einzelner Tiere oder Erschütterungen, beantworten die Ameisen mit Totstellen. Dabei rollen sie sich kugelförmig zusammen, wobei der Gaster gegen die Kopfunterseite geklappt und die Antennen und Beine an den Körper angelegt werden. In dieser Haltung verharren sie starr für einige Sekunden bis zu etwa einer Minute. Erfolgt keine weitere Beunruhigung mehr, entrollen sie sich und laufen fort. Einggerollt sind die Stenamma-♀♀ durch ihre unauffällige Farbe kaum von Erdpartikeln zu unterscheiden.

Der Totstellreflex ist bei den weiblichen Tieren (♀♀ und ♀♀) wesentlich stärker ausgeprägt als bei den männlichen. Die ♂♂ reagieren auch bei stärkeren Beunruhigungen (z.B. Betupfen mit einem Pinsel) nur selten mit Einrollen. Zwar werden die Gliedmaßen an den Körper angelegt, das Umklappen des Gasters erfolgt jedoch meist unvollständig oder unterbleibt ganz. Die Starre dauert nur wenige Sekunden. Meist versuchen die ♂♂, sich durch Weglaufen, Verbergen oder Wegfliegen in Sicherheit zu bringen.

Auch bei stärkerer Reizung mit einem vorgehaltenen Gegenstand (z.B. einem Pinsel) greifen meist nur einzelne ♀♀ an. Dabei versuchen sie, sich in die Haare des Pinsels zu verbeißen und zuzustechen. Ein gleichzeitiger und gemeinsamer Angriff mehrerer

Tieren erfolgt besonders bei größeren Kolonien mit mehr als etwa 40 ♀♀.

Beim Zusammentreffen mit Ameisen anderer Arten außerhalb des Nestes reagieren die S. westwoodi-♀♀, wie bei Störungen, mit Einrollen. Dies konnte durch Einsetzen von je zwei ♀♀ der Arten Myrmica laevinodis, Lasius brunneus, (Chtono-)lasius umbratus, (Dendro-)lasius fuliginosus und (Servi-)formica cinerea für jeweils zehn Minuten in die Futterboxen von fünf Laborkolonien mit 5, 15, 50, 100 und 200 ♀♀ nachgewiesen werden. Obwohl die Stenamma-♀♀ in der Überzahl waren, griffen sie die artfremden Ameisen niemals an. Wurden diese jedoch direkt in das Brutnest eingesetzt, reagierten einzelne Stenamma-♀♀ mit sofortigen Angriffen auf den Eindringling. Dabei versuchten jeweils mehrere ♀♀, das fremde Tier an den Gliedmaßen zu ergreifen. Gelang ihnen dies, bissen sie sich fest, krümmten die Gaster Spitze gegen den Körper des Fremdlings und stachen unter tastenden Bewegungen des Gasterendes mehrmals zu. Sechs der derart attackierten Tiere starben innerhalb von ca. 30 Minuten.

Auch S. westwoodi-♀♀ aus anderen Kolonien wurden im Brutnest so gleich angegriffen; sie reagierten dann mit Totstellen und wurden in eingerolltem Zustand von einer ♀ an einer Antenne oder einem Bein einige Zeit (bis zu 90 Minuten) im Nest umhergezogen und schließlich aus der Nestkammer herausgezerrt. Außerhalb des Nestes entrollten sich die fremden Stenamma-♀♀ und liefen - offenbar unverletzt - davon. Junge S. westwoodi-♀♀ wurden sowohl in Kolonien mit Königinnen als auch in ♀♀-losen Völkern sofort attackiert. Eine Adoption nestfremder ♀♀ ist jedoch möglich: In vier von fünf Laborkolonien, aus denen die Königinnen versuchsweise entfernt worden waren, erfolgte innerhalb von zwölf Stunden nach anfänglichen Attacken die Adoption zugesetzter, nestfremder und begatteter Jung-♀♀. Auch unter natürlichen Bedingungen kann es, nach dem Verlust der Altkönigin, zur Integration von koloniefremden ♀♀ kommen. Dies zeigt der unter Absatz 3.3.5.2 beschriebene Fund eines ♀ aus Nest 3 in Kolonie 6.

3.3.5 Fortpflanzungsbiologie

3.3.5.1 Hochzeitsflug und Paarung

Die ersten adulten Alaten (Abb. 16a, b) wurden 1985 am 16. August in den Kolonien 3, 10, 14 und 22 gefunden. 1986 waren die ersten

Geschlechtstiere (♀♀ und ♂♂) am 9. August in den Kolonien 3, 5 und 19 vorhanden. Die Tiere waren noch nicht voll ausgefärbt. Die ♀♀ zeigten eine gelblich-rote, die ♂♂ eine graue Körperfarbe. Die Flügel waren noch milchig-trüb. Innerhalb der folgenden zehn Tage hatten in allen Kolonien mit Geschlechtstierbrut die Alaten ihre Puppenruhe beendet. Bis zu ihrer vollständigen Ausfärbung (ein dunkles Rotbraun bei den ♀♀, Schwarz bei den ♂♂), die von allen Tieren in den folgenden zwei Wochen erreicht wurde, hielten sie sich bevorzugt im Zentrum der Nestkammern in der Nähe der Brut auf. Dieses Verhalten konnte auch bei Laborkolonien beobachtet werden. Innerhalb der nächsten 14 Tage begannen die Tiere allmählich, den peripheren Nestbereich, bei mehrkammerigen Bauten, die oberste Nestkammer, aufzusuchen. In den Labornestern verbrachten die Alaten die meiste Zeit untätig eng beisammensitzend. Ihre Aktivitäten beschränkten sich auf gelegentliche Nahrungsaufnahme und intensive Körperpflege. Dabei putzten sie sich selbst und ihre Nachbarn. Besonders ausgiebig wurden dabei deren Flügel beleckt. In den Labornestern fanden während dieser Phase bereits einige Kopulationen statt. Sie konnten zwar nicht beobachtet, jedoch durch das Vorhandensein bereits entflügelter ♀♀ (das Abwerfen der Flügel erfolgt bei S. westwoodi unmittelbar nach der Paarung, siehe unten), deren Receptaculum seminis gefüllt war, nachgewiesen werden.

Die folgenden Freilandbeobachtungen zum Hochzeitsflug wurden im Herbst 1985 am Fundort III des Hauptuntersuchungsgebietes gemacht:

Am 8. Oktober 1985 (Windstille, Himmel bedeckt, Außentemperatur +17,5°C, rel. L.F. 85%, Beleuchtungsstärke ca. 10 Lux) gegen 17.45 Uhr begannen die ersten Geschlechtstiere (♀♀ und ♂♂), ihr Mutternest (Kolonie 3) zu verlassen. Während der folgenden 20 Minuten kamen 16 Alaten (durchschnittlich 1,25 Tiere pro Minute) einzeln und nacheinander aus einer Erdspalte hervor, die sich direkt am Rand des "Decksteines" befand. Dabei wurden sie nicht von ♀♀ begleitet. Sie blieben etwa 5-10 Sekunden mit kreisenden Antennen sitzen, liefen dann einige Minuten in Nestnähe auf dem Boden umher und erstiegen schließlich höhergelegene Objekte, wie aus der Streuschicht ragende Zweige und Blattstiele, von denen sie kurz danach abflogen. Während dieser Zeit verließen noch einige weitere Geschlechtstiere das Nest. Die ♂♂ zeigten sich

wesentlich flugtüchtiger als die ♀♀. Während sie nach dem Abflug meist aus der Sicht verschwanden, landeten die ♀♀ oft schon nach wenigen Metern wieder auf dem Boden. Einige ♀♀ flogen nicht ab, sondern entfernten sich kriechend vom Mutternest. Dabei blieben sie immer wieder für einige Sekunden sitzen und liefen dann weiter. Auch bei zwei weiteren Kolonien in der näheren Umgebung (Nr. 5 und Nr. 10) verließen die Alaten ihre Mutternester. Im Verlauf der nächsten 45 Minuten krochen immer wieder einzelne Geschlechtstiere aus Bodenspalten neben den Neststeinen hervor. Der weitere Verlauf des Hochzeitsfluges und dessen Dauer konnte, da es dunkel wurde, nicht weiter verfolgt werden, zumal das Paarungsverhalten der Alaten durch das Licht einer Taschenlampe beeinträchtigt wurde: Einige ♂♂ wurden durch die Lampe angelockt. Die meisten Tiere reagierten auf Anleuchten mit kurzzeitigem "Erstarren" und Aufsuchen eines Verstecks.



Abb. 16 : geflügelte Geschlechtstiere (Alaten) von S. westwoodi
a) ♀; b) ♂
Beachte die großen Augen der Alaten (Pfeile)!



In den Laborkolonien verursachte ein Herabsetzen der Beleuchtungsstärke im Nestbereich von 400 auf 20 Lux (bei gleichbleibender Temperatur und rel. L.F. von 21°C bzw. 100%) das Verlassen der Nestkammer durch die Alaten. Die Tiere waren dann ein bis zwei Stunden sehr aktiv, sie liefen rastlos umher und unternahmen in den Futter- und Abfallboxen Kopulationsversuche. Nach dem Nachlassen dieser aktiven Phase zogen sich ♀♀ und ♂♂ wieder in ihre Nester zurück.

Nicht alle Alaten verließen die Nestkammern. Stets blieben einige ♀♀ und ♂♂ zurück. Auch im Freien verlassen nicht alle Alaten ihre Mutterkolonien: Bei wiederholten Inspektionen zeigte sich, daß in den Kolonien 3, 5, 14, 22 und 25 geflügelte ♀♀ und ♂♂ noch bis Anfang November vorhanden waren. Die letzten Alaten (4 ♀♀ und 3 ♂♂ sowie 5 ♀♀ und 1 ♂) wurden am 12 November 1985 in den Kolonien 14 und 25 gefunden. In den während der Winterruhe inspizierten Völkern fand ich niemals geflügelte Geschlechtstiere. Eine Überwinterung von Alaten in den Mutterkolonien findet bei S. westwoodi also nicht statt. In den Laborkolonien starben die ♂♂, auch wenn sie nicht kopuliert hatten, in den folgenden sechs Wochen ab.

Mehrmals konnte ich Kopulationen in Laborkolonien beobachten. Sie liefen nach folgendem Schema ab: Ein ♂, das beim Umherlaufen auf ein sitzendes ♀ trifft, betrillert erst kurz mit den Antennen Gaster und Thorax des ♀, steigt dann auf und verhakt, unter raschen tastenden Bewegungen der Gasterspitze, seinen Genitalapparat am Gasterende des ♀. Während der Paarung - sie dauert 15 - 20 Sekunden - verfallen beide Tiere in eine Art Starre. Dann beginnt das ♀, weiterzulaufen und befreit sich von dem ♂, indem es den Hinterleib ventrad krümmt und mit dem Gasterende am Boden streift. Anschließend läuft es einige Sekunden lang umher und entledigt sich, unter kräftigen Stembewegungen, innerhalb von 15 - 30 Sekunden seiner Flügel. Danach sucht es einen Unterschlupf. In den Labornestern verbargen sich die ♀♀ bevorzugt unter einem welken Blatt.

Das ♂ bleibt zunächst am Paarungsort sitzen. Nach etwa drei bis vier Minuten entfernt es sich langsam und verkriecht sich ebenfalls.

Die ♀♀ paaren sich nur einmal: Bei den fünf beobachteten verpaarten ♀♀ jedenfalls konnte eine zweite erfolgreiche Kopulation nach dem Abwurf der Flügel nicht mehr herbeigeführt werden; sie entzo-

gen sich weiteren Paarungsversuchen von zehn, zunächst nacheinander, danach gleichzeitig zugesetzten, noch unverpaarten ♂ durch Weglaufen oder Totstellen. 13 weitere, mit bereits entflügelten ♀♀, auf die gleiche Weise durchgeführte Versuche, brachten dasselbe Ergebnis.

Die männlichen Tiere sind zu mehrfachen Paarungen fähig. Zwei der fünf bereits verpaarten und markierten ♂♂ kopulierten in den folgenden Tagen nochmals mit noch unbegatteten ♀♀.

Im Freiland könnten zumindest einige ♂ in den nächsten Tagen nochmals an Hochzeitsflügen teilnehmen. Von elf markierten ♂ aus Kolonie 3, die in den folgenden zwei Wochen nach dem Verlassen ihres Nestes einzeln unter Steinen und Holzstücken gefunden wurden, paarten sich drei mit noch unbegatteten ♀♀. Alaten können auch in fremden Kolonien aufgenommen werden: Ein markiertes ♂ wurde am 10. Oktober in der kleinen Kolonie 2 gefunden, die selbst keine Geschlechtstiere aufgezogen hatte.

3.3.5.2 Koloniegründung und -entwicklung

Vom 9. bis 16. Oktober 1985 fand ich insgesamt 14 entflügelte (z.T. bereits markierte) ♀♀ im Untersuchungsgebiet unter Laub, Holzteilen und flachen Steinen. Keines der Tiere konnte ich allerdings später an diesen Stellen wiederentdecken. Offenbar handelte es sich bei diesen Verstecken nur um eine Art Zufluchtsort, nicht um spätere Nistplätze.

Ein markiertes ♀ aus Kolonie 3 wurde in der Nachbarkolonie 6 gefunden; deren eigene Königin war nicht mehr vorhanden. Ein weiteres gekennzeichnetes ♀ aus Kolonie 10 hielt sich unter dem "Deckstein" von Kolonie 12 auf, jedoch außerhalb der Nestkammer.

Zwischen 19. und 25. November fand ich weitere sieben entflügelte ♀♀, darunter ein markiertes, unter eingesunkenen Steinen und größeren Holzstücken. Sie hielten sich stets einzeln in rundlichen, glattwandigen Höhlungen ($\varnothing$ 0,5-0,7cm) auf. Diese "Gründungskammern" lagen direkt unter den Deckobjekten; sie besaßen keinen erkennbaren Nesteingang. Eier oder andere Brutstadien waren nicht vorhanden.

Die Entfernung der "Gründungskammer", in der sich das markierte Tier aus Kolonie 3 aufhielt, von der Mutterkolonie, betrug 17,5m.

Bei der folgenden Frühlingsinspektion (5.4.1986) konnten nur noch vier der sieben ♀♀ wiedergefunden werden. Die übrigen "Gründungsnerster" waren nicht mehr vorhanden.

Am 15. April wurden in den Nestkammern der vier Überlebenden ♀♀ 3, 5, 6 und 8 Eier festgestellt. Sie waren zu einem Häufchen vereint und lagen am Kammerboden. Beim Öffnen der Bauten versuchten die ♀♀, unter Zurücklassen der Brut, zu flüchten. Weitere Beobachtungen koloniegründender ♀♀ im Freiland waren nicht möglich, da sämtliche "Gründungskammern" bei der nächsten Inspektion leer waren. In einem Nest befand sich ein eingerollter, junger Diplopode. Möglicherweise wurden die ♀♀ durch das wiederholte Öffnen ihrer Bauten vertrieben oder es kam zum Eindringen von Freßfeinden. Trotz intensiver Suche in der näheren Nestumgebung waren die Tiere nicht mehr zu finden.

Weitere Beobachtungen zur Koloniegründung erfolgten in Kunstnestern. Untersuchungstiere waren die fünf im Labornest begatteten ♀♀ (siehe oben) sowie fünf weitere, im Freiland zwischen 9. und 16. Oktober 1985 gefangene entflügelte ♀♀. Bis zur "Einwinterung" ab 15. November legten die ♀♀ keine Eier ab. Ihre Aktivitäten beschränkten sich auf langsames Umherlaufen, Putzen und gelegentliche Nahrungsaufnahme. Die meiste Zeit verbrachten die Tiere regungslos im Nest sitzend. Dabei zeigten sie deutliche Thigmotaxis: Sie schmiegteng sich eng an die Wandung der Nestkammern an.

Wurden die ♀♀ in ein Kunstnest eingesetzt, das natürliches Substrat (Laubstreu und mit Sand durchsetzter Humus) enthielt, suchten sie dort bevorzugt bereits vorhandene Hohlräume auf, die sie später durch Graben vergrößerten.

Die ersten Eier wurden nach der Überwinterung bei einer Temperatur von etwa $+16^{\circ}\text{C}$ bis $+18^{\circ}\text{C}$ nach der Aufnahme von Nahrung abgelegt (siehe 3.4.3.3).

Tabelle 5: Eiablage von *S. westwoodi*-Jungköniginnen unter Laborbedingungen

Tag	♀	1	2	3	4	5	6	7+8	9+10
23.3.1986		-	3	-	-	1	2	3	-
25.3.1986		1	4	-	-	3	2	5	2

Eizahl

Bis auf zwei Tiere (Nr. 3 und Nr. 4), die, ohne Eier abzulegen, verendeten, produzierten alle ♀♀ in den folgenden zwei Wochen (bis 8.4.1986) Eier. Die ersten Larven wurden bei Tier 2 und Tier 8 am 15. April gefunden. Am 20. Mai stellte ich die ersten ♀♀-Puppen fest. Am 12. und 13. Juni schlüpfen in Kolonie 8 die ersten ♀♀. Die Puppenruhe dauerte also etwa drei Wochen. Bis Ende Juni beendeten alle aufgezogenen ♀♀ ihre Metamorphose. Bei einer Temperatur von +21°C nahm die Entwicklung der ersten ♀♀ vom Ei bis zur Imago also ca. 11 bis 14 Wochen in Anspruch. Die Anzahl der pro ♀ aufgezogenen ♀♀ bewegte sich zwischen eins und vier. Die Erst-♀♀ waren trotz ausreichenden Nahrungsangebotes mit etwa 1,9-2,0mm Körperlänge kleiner als die ♀♀ älterer Kolonien (Körperlänge: 2,3-2,4mm).

Die weitere Entwicklung der jungen Kolonien verlief langsam: Am Ende dieses Versuches, im November 1986, waren erst acht bis zwölf erwachsene Ameisen und elf bis fünfzehn Larven vorhanden.

Die Entwicklung von Freilandkolonien läuft ähnlich ab (siehe 3.2.5, Tabelle 1), ist aber - bedingt durch die niedrigeren Temperaturen vor allem im Frühjahr - noch langsamer.

In gemeinsame Kunstnester gesetzte Jung-♀♀ (siehe Tabelle 5: ♀♀ 7+8 und 9+10) zogen ihre Brut zusammen auf und verhielten sich auch nach dem Erscheinen der ersten ♀♀ untereinander friedfertig. Dies spricht dafür, daß S. westwoodi auch zu pleometrotischer Nestgründung fähig ist.

4. DISKUSSION

4.1 Ökologie

4.1.1 Verbreitung

4.1.1.1 Verbreitungsgeschichte der Gattung Stenamma

BERNARD (1968) stellt S. westwoodi in die Gruppe "hygrophiler Ameisen niederer Regionen", die, außer S. westwoodi, noch die folgenden fünf Spezies umfaßt: Myrmica rugulosa, Myrmecina graminicola, Lasius brunneus, Lasius emarginatus und (Dendro-) lasius fuliginosus. Allen diesen Arten ist gemeinsam, daß sie weder Trockenheit noch starken Frost vertragen. Ihr Vorkommen ist auf kühl-temperierte Regionen beschränkt.

Drei dieser Spezies - M. graminicola, L. brunneus und D. fuliginosus - konnten auch im Untersuchungsgebiet nachgewiesen werden (vgl. 3.1.3.2). Statt M. rugulosa war hier die ebenfalls feuchtigkeits- und schattenliebende (GÜSSWALD 1932; STITZ 1939; COLLINGWOOD 1979) M. laevinodis vertreten.

BERNARD (1968) verlegt den Ursprung der "Hygrophilen" (außer M. graminicola) in die sog. "Angara", eine tertiäre Faunenregion mit relativ konstanten klimatischen Bedingungen, die den nieder gelegenen, kühlen Ebenen der Sowjetunion und Zentralasiens entspricht. In den sommergrünen Laubwäldern dieser Region herrschten während des Tertiärs aufgrund der großen Mengen von Fallaub die optimalen Bedingungen für die Entstehung einer reichen Fauna saprophiler und damit auch räuberischer Bodenarthropoden (JEANNEL 1979). Nach ARNOLDI (1975) ist die Gattung Stenamma im ausgehenden Paleozän entstanden und zur zentralasiatischen Tertiärfauna zu rechnen. Nach dem Ende der letzten Eiszeit ist die Gattung neben mehreren anderen aus Asien in das Gebiet des heutigen Nord- und Mitteleuropa eingewandert (EMERY 1891).

4.1.1.2 Verbreitung von S. westwoodi

In der Gegenwart ist die Gattung Stenamma zwar weit verbreitet, doch sollen die heutigen Vorkommen nur die Reste eines während des Pliozäns wesentlich ausgedehnteren Areals darstellen (ARNOLDI 1975). Möglicherweise gilt dies auch für S. westwoodi.

Diese Spezies besitzt zwar die weiteste Verbreitung aller palaearktischen Stenamma-Arten (siehe 1.3), fast sämtliche Autoren weisen jedoch auf ihr "zerstreutes" oder "unregelmäßiges" Auftreten und ihre "Seltenheit" hin (ANDRÉ 1881; WASMANN 1906; ARNOLDI 1928, 1975; STITZ 1939; BERNARD 1968; BUSCHINGER 1975; MABELIS 1983; SCHEMBRI und COLLINGWOOD 1983).

Es fällt auf, daß alle bisher beschriebenen Fundorte von S. westwoodi in der Nähe größerer Gewässer (Seen, Flüsse, Ströme) liegen oder zumindest Anschluß zu diesen besitzen. PISARSKI (1975) weist sogar ausdrücklich darauf hin, daß S. westwoodi in Polen meist in der Nähe von Seen vorkommt.

Möglicherweise hat sich S. westwoodi, wie die Arten der Gattung Andrena (Hymenoptera, Apoidea; GRÜNWALDT 1979), nach der letzten Eiszeit entlang der Täler größerer Fließgewässer ausgebreitet und war, vor der Reduzierung durch den Menschen, in den Auwäldern entlang der Flußufer allgemein verbreitet. Die wenigen, heute bekannten Vorkommen von S. westwoodi wären dann nur noch Reste einer ehemals weit größeren Population. Dies ist durchaus möglich, da S. westwoodi mit ihren spezifischen Anforderungen an das Habitat, wie die meisten anderen Stenamma-Arten (vgl. 4.2.3), in ihrem Vorkommen auf die Existenz naturnaher, feuchter Wälder angewiesen ist. Allerdings ist zu bedenken, daß Angaben wie "selten", "zerstreut" oder "unregelmäßig" keine Aussage über die tatsächliche Verbreitung der Art zulassen. Nach KUTTER (1971) hängt die "Seltenheit" von S. westwoodi eher "mit ihrer verborgenen Lebensweise und geringen Aktivität" zusammen als "mit einem faktisch spärlichen Vorkommen".

Erst faunistische Untersuchungen weiterer Gebiete und quantitative Auswertungen der Ergebnisse werden gültige Aussagen über die tatsächliche Verbreitung der Art ermöglichen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß S. westwoodi auch in Gebieten nachgewiesen wird, aus denen bisher noch keine Funde vorliegen, ein Vorkommen der Art aufgrund mikroklimatischer Verhältnisse jedoch zu erwarten ist. Ein weiterer Grund für bisher fehlende Funde von S. westwoodi in bereits faunistisch erfaßten und als Lebensraum geeigneten Gebieten könnte auch darin bestehen, daß die Art bisher wegen ungeeigneter Methodik nicht gefangen wurde.

4.1.1.3 Verbreitung anderer Stenamma-Spezies

Der größte Teil der Stenamma-Spezies ist auf kleine Areale beschränkt (ARNOLDI 1975).

Einige wenige Arten zeigen jedoch eine sehr weite Verbreitung und können regional sogar als dominierende Arten auftreten. Dazu gehören die palaearktische S. caucasicum sowie die nearktischen Spezies S. brevicorne, S. diecki und S. impar (SMITH 1957; TALBOT 1957, 1975; FRANCOEUR 1965; ARNOLDI 1975). Sie zeigen eine weit größere Anpassungsfähigkeit gegenüber unterschiedlichen Umweltbedingungen als die meisten anderen Arten der Gattung (SMITH 1957; TALBOT 1957, 1975; FRANCOEUR 1965).

Manche dieser adaptionsfähigen Spezies - z.B. S. brevicorne und S. diecki - wurden auch außerhalb ihres eigentlichen Verbreitungsgebietes festgestellt. Die Vorkommen dieser nearktischen Arten in Europa sind auf Einschleppung zurückzuführen (STITZ 1939). Eine derartige Verschleppung wird sicher durch die geringe Körpergröße der Tiere, ca. 2-4mm (STITZ 1939; FRANCOEUR 1965), erleichtert.

COLLINGWOOD (1974) vermutet, daß auch die in einem Gewächshaus des Botanischen Gartens Bergen gefundenen Exemplare von S. westwoodi nur eingeschleppt wurden. Allerdings ist S. westwoodi in Südnorwegen heimisch (KVAMME und BAKKE 1977).

4.1.1.4 Verbreitungshöhe

Habitatbedingungen, wie sie die meisten Stenamma-Arten benötigen, finden sich über größere Flächen nur in verhältnismäßig wenigen Gebieten, wie beispielsweise in Au- oder Bergwäldern (vgl. 4.1.2.2 und 4.1.2.3).

S. westwoodi scheint, zumindest in kühleren Zonen, jedoch auf tiefer gelegene Regionen beschränkt zu sein. Wie S. ucrainicum, die sie in der Sowjetunion gebietsweise vertritt, kommt S. westwoodi in der UDSSR nur bis etwa 500m N.O. vor (ARNOLDI 1975). BERNARD (1968) fand sie, trotz intensiver Suche, niemals im Gebirge. Seiner Ansicht nach ist sie eine Flachland-Spezies. Ein gemeinsames Merkmal auch aller anderen bisher bekannten S. westwoodi-Fundorte (siehe 1.3) ist, daß sie in der Tiefebene oder im unteren Bereich der collinen Höhenstufe (OBERDORFER 1962),

also nicht oberhalb von ca. 500m Meereshöhe, liegen.

Auch die nearktische S. brevicorne ist eine Bewohnerin des Flachlandes oder von Gebieten gemäßigter Höhe (SMITH 1957; TALBOT 1965).

Andere Stenamma-Arten sind dagegen ausgesprochene Gebirgsbewohner, die noch in beträchtlichen Höhen vorkommen:

Die palaearktische S. picetojuuglandeti ist in 1300-2300m Meereshöhe zu finden. S. sogdianum lebt in den Gebirgen Mittelasiens in einer Höhe von 1700m (ARNOLDI 1975). Die nearktische S. heathi erreicht in den Bergen Nevadas eine Höhe von 1950m ü. M.; noch weiter hinauf steigt S. smithi mit ca. 2130m. Den Rekord hält S. wheelerorum mit 2680m Meereshöhe (WHEELER und WHEELER 1978, 1986). S. huachuatum tritt in den Chisos Mountains, Texas, in 1900m ü.M. auf (VAN PELT 1983).

Einige nearktische Spezies wie S. diecki, S. impar, S. occidentale und S. schmitti leben sowohl im Flachland als auch im Gebirge (SMITH 1957; TALBOT 1975). S. diecki erreicht in den Bergen eine Höhe von 2440m, S. impar von 1450m und S. schmitti von 1520m über dem Meer (SMITH 1957). S. occidentale ist in Höhen von ca. 200m bis 2740m zu finden (SMITH 1957).

4.1.2 Habitat

4.1.2.1 Habitatcharakteristika

Nahezu alle in der Literatur beschriebenen Stenamma-Funde wurden in bewaldeten Arealen oder zumindest dauerfeuchten Habitaten gemacht. ANDRÉ (1897), FRANCOEUR (1965), ARNOLDI (1975) und WHEELER und WHEELER (1986) sehen die Arten der Gattung Stenamma als typische Waldbewohner an. Die meisten Arten dieser Gattung sind in ihrem Vorkommen ausschließlich auf Primärwälder (= Wälder, die seit ihrem Bestehen nicht durch menschliche Eingriffe zerstört wurden) angewiesen (SMITH 1957; ARNOLDI 1975).

Formiciden, die, wie Stenamma, in diesen Wäldern leben, sind ausgesprochene "Spezialisten": Mit den dort herrschenden Bedingungen - Dunkelheit, niedere Temperaturen, hohe Feuchtigkeitswerte und starkes Wachstum von Pilzmyzelien - kommen nur sehr wenige Ameisenspezies zurecht (BERNARD 1968), da die weitaus meisten Formiciden wärmeliebende Insekten sind (SUDD 1967; WILSON 1971; DUMPERT 1978). Charakteristische "Primärwaldformiciden" sind z.B. auch einige Arten der Gattungen Formica Linné und

Myrmica Latreille (SMITH 1957; BERNARD 1968).

4.1.2.2 Habitat von S. westwoodi

Die Angaben über den Lebensraum von S. westwoodi stimmen größtenteils überein: S. westwoodi bevorzugt als hygrophile Ameisenart feuchte, schattige Orte, wie Unterholz, Gebüsche, Laub- und Nadelwälder in Gewässernähe (ANDRÉ 1881; EMERY 1908; BARONI URBANI 1971; KUTTER 1971; ARNOLDI 1975; VAN BOVEN 1977; DE BOER 1983). Nach BUSCHINGER (1972) meidet S. westwoodi offenes Gelände und bevorzugt als Lebensraum warme (!), aber schattige Waldbiotope. COLLINGWOOD (1979) erwähnt, daß die Art in trockenem, gut entwässertem Waldland vorkommt.

Das S. westwoodi-Habitat in den Isarauen weist die unter 4.1.2.1 genannten Charakteristika auf. Es ähnelt stark den Lebensräumen, in denen auch andere Stenamma-Arten bevorzugt vorkommen (siehe 4.1.2.3). Wie diese ist es schattig, kühl und dauerfeucht. Feuchten Untergrund bei hohem Grundwasserspiegel und feucht-gemäßigte Klimabedingungen signalisieren auch die meisten hier vorkommenden höheren Pflanzen (OBERDORFER 1962). Der dichte, artenreiche Moosbewuchs und das starke Pilzwachstum am Waldboden (vgl. 3.1.1 und 3.1.2) sind ebenfalls typisch für sehr feuchte, lichtarme Habitate (WEYMAR 1962; BERNARD 1968; JAHNS 1987).

Das gleiche trifft für die dort vorkommenden, streng an hohe Feuchte und gleichmäßige Kühle angepaßte Kleinarthropoden zu (siehe 3.2.3) (BROHMER 1979; STRESEMANN 1984, 1986a, b; EISENBEIS und WICHARD 1985).

Auch die meisten (fast 80%) der das Gebiet besiedelnden Formicidenarten (incl. S. westwoodi) sind hygrophil (vgl. 4.1.1.1).

Die S. westwoodi-Kolonien bei Veitshöchheim an einem südwest exponierten Trockenhang (siehe 3.2.1) lassen zunächst den Eindruck aufkommen, daß die Art auch unter gänzlich anderen Bedingungen (höhere Temperatur und niedrigere Feuchtigkeitswerte) existieren kann. Die mikroklimatischen Bedingungen am Nistplatz entsprechen, wie Temperatur- und Feuchtigkeitsmessungen (vgl. 3.2.1 und 3.2.4) ergaben, denen am Oberföhringer Fundort. Die Gehölzinseln des Trockenhangs mit ihrem dichten Laubwerk und ihrer dicken, isolierenden Streuschicht bieten den Ameisen die Habitatbedingungen, die ihren Anforderungen entsprechen. Zusätzlich optimieren die Ameisen ihr Mikroklima, indem sie ihre

Nester wesentlich tiefer im Boden anlegen (vgl. 3.2.2). Auf diese Weise kann S. westwoodi auch Kleinstareale von nur wenigen m² Fläche innerhalb eines ansonsten für sie ungeeigneten Biotops besiedeln. Ähnliches ist auch von den nearktischen Arten S. brevicorne und S. diecki bekannt (siehe 4.1.2.3). Bei der künftigen Erfassung von S. westwoodi-Vorkommen sollte deshalb derartigen "Habitatinseln" besondere Aufmerksamkeit gelten.

So würden auch BUSCHINGERS (1975) Einstufung von S. westwoodi als mäßig thermophile und xerotherme Ameisenart (vgl. 4.1.3.4.2) und die Angaben von COLLINGWOOD (1979) über das Vorkommen der Spezies in trockenen Wäldern (siehe oben) verständlich. Es ist allerdings möglich, daß S. westwoodi im kühleren Nordeuropa (Skandinavien) tatsächlich auf etwas trockeneren und wärmeren Habitaten angewiesen ist. Leider liegen bisher keine genauen Beschreibungen nordeuropäischer Fundorte vor.

4.1.2.3 Habitats anderer Stenamma-Arten

Auch die Lebensräume anderer Stenamma-Arten sind in der Mehrheit durch Schatten, niedrige Temperaturen, hohe Luft- und Bodenfeuchtigkeit, zumindest aber durch letztere, charakterisiert:

Die palaearktische S. caucasicum ist beispielsweise weit verbreitet in den Laub- und Nadelwäldern des Tian Schan, Zentralasien. S. hirtulum lebt in schattigen Laubwäldern des nordwestlichen Kaukasus. S. picetojuglandeti bewohnt Nußbaum- und Nußbaum-Weißtannenzwälder und S. ucrainicum ist ein typischer Bewohner von Eichenurwäldern in der östlichen Ukraine (ARNOLDI 1928, 1975).

Die Habitatansprüche der meisten nearktischen Stenamma-Arten ähneln denen der palaearktischen: Besonders häufig sind ihre Kolonien im nordamerikanischen Waldgürtel, in dem nördliche Koniferen- und Laubwälder ineinander übergehen, wie in den High Smoky Mountains, Tennessee, und den Douglasfichtenwäldern des pazifischen Nordwestens. Andere Formiciden sind in diesen dunklen, kühlen Wäldern nur mit wenigen Arten vertreten oder fehlen völlig (SMITH 1957). Auch dies spricht für eine Spezialisierung der Stenamma-Arten auf für Ameisen sonst ungünstige Lebensbedingungen.

Einige Spezies sind in ihrem Vorkommen auf engbegrenzte Gebiete beschränkt: S. huachuanum kommt nur im Nadelhochwald der texanischen Chisos Mountains vor (VAN PELT 1983). S. meridionale wurde bisher nur in den Droste Woods in Missouri gefunden. Die-

ses Areal ist von kleinen, schattigen Eichen-Hickory-Mischwäldern bedeckt (SMITH 1957; TALBOT 1957). Diese sommergrünen Laubwälder haben bezüglich des Bewuchses und der Bodenstruktur grobe Ähnlichkeit mit dem Oberförhringer Auwald: Sie sind mit Ulmen, Linden und Ahornen durchsetzt; die Strauchschicht ist gut entwickelt und am Boden dominieren Frühlingsblüher (vgl. 3.1.2). Auch die Bodenstruktur entspricht im wesentlichen der im Auwald vorgefundenen: Eine dicke Streuschicht, die mit abgefallenen Zweigen, Ästen etc. durchsetzt ist, liegt über einer sehr dunklen, lockeren, etwa 8-10cm dicken Humusschicht, die mit zunehmender Tiefe allmählich kompakter wird und in ca. 15-18cm Tiefe in den mineralischen Horizont übergeht, der hier allerdings aus Ton besteht (TALBOT 1957) (vgl. 3.2.1 und 3.2.2).

Andere nearktische Spezies bevorzugen ebenfalls Wälder als Lebensraum, haben aber ein etwas breiteres Habitatspektrum:

S. schmitti lebt zwar vornehmlich in bewaldeten Gebieten, ist aber fähig, auch in mäßig trockenen oder nassen Habitaten zu existieren (SMITH 1957). Ähnliches gilt für S. impar. Diese Spezies ist in den erwähnten Droste Woods sogar die häufigste Ameisenart (TALBOT 1957). Im Edwin S. Georges Reserve, Süd-Michigan, einem Sumpfwaldgebiet, ist sie selten. Sie kommt dort im feuchten Niederwald vor (TALBOT 1975).

Nach FRANCOEUR (1965) ist S. impar wie S. schmitti in der Umgebung von Québec, Kanada, nur in Wäldern zu finden, in denen auch die Roteiche (Quercus rubra L.) vorkommt (FRANCOEUR 1965). Der Autor vermutet, daß die Ameisen mit dieser Baumart assoziiert sind.

S. diecki kann in sehr verschiedenartigen Habitaten leben. Ihr bevorzugter Lebensraum sind jedoch ebenfalls Wälder. COLE (1950) nennt als charakteristisches Habitat dieser Art den Fichten-Balsamtannenwald, wie er z.B. im Great Smoky Mountains National Parc, Tennessee, existiert. Dieser Lebensraum ist durch tiefe Schatten, niedrige Boden- und Lufttemperaturen sowie hohe Bodenfeuchtigkeit ausgezeichnet. BROWN und WILSON (briefliche Mitteilung an SMITH 1957) fanden größere Vorkommen von S. diecki in dunklen Buchen-Fichten- und Fichten-Birkenwäldern im White Mountain National Forest, Maine. Auch diese Lebensräume zeichnen sich durch Schatten und Feuchtigkeit aus. Ein weiteres von dieser Art bevorzugtes Habitat sind die oben genannten Droste Woods

(Talbot 1957). Andererseits ist S. diecki auch in lichten Wäldern, in offenem Gelände (z.B. Wiesen) (SMITH 1957), in Sumpfgebieten (TALBOT 1975) und sogar in relativ trockenen Arealen (SMITH 1957) zu finden. Charakteristisch ist sie für die Sumpfwälder im Edwin S. Georges Reserve (TALBOT 1975).

S. brevicorne bevorzugt als Lebensraum mäßig dichte bis dichte Laubwälder (Rot- und Weißeichen- oder Buchen-Ahornmischwälder), ist aber, wie S. diecki, auch im offenen Gelände zu finden (SMITH 1957). In den Low Fields des Edwin S. Georges Reserves lebt sie in Eichen-Hickorywäldern. Für die gehölzfreien Sümpfe dieses Gebietes ist sie, ähnlich wie S. diecki, eine charakteristische Art (TALBOT 1975), obwohl hier extreme mikroklimatische Bedingungen - starke Sonneneinstrahlung, ständige Temperaturschwankungen und starke Verdunstung - herrschen. TALBOTs Untersuchungen (1965) zeigten jedoch, daß diese auch für S. brevicorne ungünstigen Bedingungen auf die Erdoberfläche und die oberflächennahen Bodenschichten beschränkt sind. In größerer Tiefe, wo sich die S. brevicorne-Nester befinden, herrscht ein relativ ausgeglichenes Mikroklima. Eine feste Tonschicht in etwa 10-13cm Tiefe hält stets genügend Wasser zurück, um auch während längerer Trockenperioden eine ausreichend hohe Boden- und damit Nestfeuchtigkeit zu gewährleisten.

Die Verhältnisse erinnern an diejenigen am Veitshöchheimer Fundort von S. westwoodi (siehe 3.2.1 und 3.2.2): Hier wie dort finden die Tiere in einer anscheinend ungeeigneten Umgebung die ihnen zusagenden Lebensbedingungen, indem sie tiefere Bodenschichten mit dem für ihre Existenz notwendigen Mikroklima aufsuchen.

Auch die in großen Höhen lebenden Stenamma-Arten (vgl. 4.1.1.4) sind auf den Wald als Lebensraum angewiesen. Hierzu gehören beispielsweise die nearktischen Spezies S. heathi und S. wheelerorum, die in den Coniferenwäldern der Sierra Nevada gefunden wurden (WHEELER und WHEELER 1978, 1986). Die palaearktische S. sogdianum, die bei Samarkand im Tachta Karatsch-Gebirge gefunden wurde, ist in ihrem Vorkommen an die "Phrygana", einen Buschwald, gebunden (ARNOLDI 1975).

4.1.3 Nistplatz und Nestkonstruktion

4.1.3.1 Nistplatz

Die Arten der Gattung Stenamma legen ihre Nester, wie die meisten "niedereren" Myrmicinae (BERNARD 1968) stets im Boden an (SMITH 1957; FRANCOEUR 1965).

Die Anlage von Erdnestern ist bei Ameisen die verbreitetste Nistweise und gilt als urtümliches Merkmal. Dafür spricht, daß die meisten "niedereren" Formiciden, wie die primitive Nothomyrmecia macrops (Myrmeciinae), die Ponerinae und die Mehrzahl der Myrmicinae im Boden nisten (SUDD 1967; DUMPERT 1978; TAYLOR 1978).

Stenamma-Bauten befinden sich häufig an der Basis von Baumstümpfen, dabei bevorzugt unter Moos, Laubstreu, Steinen, verrottenen Ästen oder Holzstücken. Oft reichen die Nester auch in hohle, in der Streuschicht eingebettete Zweige hinein (FRANCOEUR 1965; ARNOLDI 1975; WHEELER und WHEELER 1986). Auch S. westwoodi legt ihre Nester stets in der Erde an: Ihre Bauten wurden im Boden (ANDRÉ 1881; STITZ 1939; KUTTER 1971; ARNOLDI 1975), unter bzw. in der Laubstreu (ANDRÉ 1881; STITZ 1939; BARONI URBANI 1971; KUTTER 1971), unter Abfällen (KUTTER 1977) und unter Moos (ANDRÉ 1881; STITZ 1939; COLLINGWOOD 1979) gefunden. Bisweilen liegen die Nester auch im "Mull" (KUTTER 1971) oder in modrigem Boden (GÜSSWALD 1985). Oft sind sie auch am Fuße von Bäumen (KUTTER 1971, 1977; GÜSSWALD 1985) oder zwischen Baumwurzeln im Waldboden (COLLINGWOOD 1979) angelegt.

Zahlreich sind auch die Angaben zu Nestfunden unter Steinen (WASMANN 1906; STITZ 1939; BUSCHINGER 1975, 1979; VAN BOVEN 1977). WASMANN (1906) beschreibt den Fund eines S. westwoodi-Nestes unter einem "tiefliegenden" Stein. STITZ (1939) gibt an, daß sich die Bauten "unter Steinen" befinden, die teilweise im Erdboden liegen. BUSCHINGER (1979) fand Stenamma-Nester häufig unter 15-30cm dicken, halb im Boden eingesunkenen Steinen.

Auch die Bauten von S. brevicorne und S. diecki liegen meist unter Steinen, Holzstücken, Moos, Abfällen oder im Humus, befinden sich aber auch in Objekten, die auf der Bodenoberfläche liegen, wie in leeren Nußschalen, Eicheln, hohlen Zweigen, Aststücken und in vermoderndem Holz (CREIGHTON 1950; SMITH 1957; TAL-

BOT 1975). S. huachuanum legt ihr Nest unter Rindenstücken an (VAN PELT 1983).

S. westwoodi entspricht also in der Auswahl ihres Nistplatzes ihren nearktischen Verwandten.

Wie ich feststellen konnte, bevorzugte S. westwoodi sowohl im Oberförhringer als auch im Veitshöchheimer Gebiet den Raum unter Steinen als Nistplatz. Sie verhielt sich hier also ähnlich wie die nearktische S. occidentale, deren Nester stets unter Steinen gefunden wurden (SMITH 1957).

Bei Oberförhring war die Überwiegende Mehrheit der Bauten, bei Veitshöchheim waren alle Nester unter Steinen angelegt, die die von WASMANN (1906), STITZ (1939), VAN BOVEN (1977) und BUSCHINGER (1979) angegebenen Merkmale aufwiesen: Sie waren relativ groß und dick, in den Untergrund eingesenkt und mit Moos bewachsen. Die Dicke der als Neststeine bevorzugten Objekte entsprach mit 20-35cm den von BUSCHINGER (1979) angegebenen Größenangaben.

Nur ein verhältnismäßig kleiner Anteil der Bauten im Oberförhringer Auwaldgebiet lag unter Holzteilen, obwohl genügend derartige Objekte zur Verfügung standen. Auffallend ist auch, daß nur ein einziges der untersuchten 26 Nester völlig frei im Boden angelegt war (siehe 3.2.1 und 3.2.2).

Eine Funktion der Decksteine als Sammler und Speicher für einestrahlte Sonnenenergie und damit als Wärmequelle (VAN BOVEN 1977) ist im vorliegenden Fall sicher auszuschließen.

Die Wirkung als "Wärmespeicher" ergibt sich aus der gegenüber dem Boden höheren Wärmekapazität der Steine; gleichzeitig spielen auch ihr Herausragen aus der Erde sowie Dicke und Größe eine erhebliche Rolle (DUMPERT 1978). Als typische "Thermoregulatoren" dienen den Ameisen v.a. flache (!), im Boden liegende Steine (WILSON 1971; MABELIS 1983). In den gemäßigten Zonen wärmt die Sonne diese Steine und damit auch den darunterliegenden Boden viel schneller auf als den Boden in der Umgebung. Bei Sonneneinstrahlung liegt die Temperatur unter den Steinen daher oft erheblich über der des umgebenden Bodens. Dadurch wird den unter den Steinen nistenden Ameisen ein früherer Beginn von Eiablage und Brutentwicklung ermöglicht (WILSON 1971).

Die Stenamma-Decksteine dagegen können, aufgrund ihrer großen Dicke und ihrer tiefen, eingesenkten Lage im Boden, auch im

Frühjahr, wenn sie wegen der noch fehlenden Belaubung der Gehölze für kurze Zeit der Sonne ausgesetzt sind, nicht als "Thermoregulatoren" (WILSON 1971) fungieren und ein gegenüber der Umgebung wärmeres Nestklima (BERNARD 1968) bewirken. Dies konnte durch vergleichende Messungen der Bodentemperaturen unter den Steinen und in deren näherer Umgebung nachgewiesen werden (siehe 3.2.4). Wahrscheinlich wirkt der allseitige, dicke Moosbewuchs zusätzlich als Wärmeisolierung, da er die direkte Sonneneinstrahlung auf die Oberfläche verhindert. Möglicherweise kühlt der Aufwuchs durch die Verdunstung von gespeichertem Wasser auch zusätzlich den Neststein. Wahrscheinlich haben die Steine einen günstigen Einfluß auf eine konstante Nestfeuchtigkeit (VAN BOVEN 1977) und stabilisieren diese besonders während langer Trockenperioden, indem sie die Verdunstung reduzieren. Dies könnte v.a. in regenärmeren Lebensräumen, z.B. auch bei Veitshöchheim (siehe 3.2.1) von Bedeutung sein.

Zwar konnte ich während meiner Untersuchungen in den Jahren 1985 bis 1987 keine Unterschiede zwischen der Bodenfeuchtigkeit unter den Steinen und der im ungeschützten Boden feststellen (siehe 3.2.4), während längerer Trockenperioden könnten sich die Verhältnisse jedoch verändern.

S. westwoodi bevorzugt zwar Steine als Nestdeckobjekte, nimmt aber, wenn diese fehlen, mit anderen Objekten oder sogar mit ungeschütztem Boden vorlieb, wenn das Habitat ansonsten ihren Ansprüchen genügt. Dies ist z.B. an dem von H. HILPERT (mündliche Mitteilung) beschriebenen Fundort im Bechthaler Wald der Fall (siehe 3.1). Ein derartiges Verhalten kann auch bei anderen Formiciden beobachtet werden (VAN BOVEN 1977).

Die eindeutige Bevorzugung von größeren, in den Boden eingesunkenen Steinen als Nestdecke in den Untersuchungsgebieten ist vielleicht eher in deren Schutzfunktion begründet: Große und schwere, fest im Boden verankerte Steine bieten, v.a. auch den jungen koloniegründenden ♀♀, sicher einen besseren Schutz vor insektenfressenden Tieren, z.B. Vögeln und Spitzmäusen (MABELIS 1983) als kleinere oder nur locker aufliegende Steine oder leichtere und damit beweglichere Objekte wie Holzstücke.

Auch andere Kleinarthropoden, die unter den Neststeinen der Stenamma-Kolonien leben (siehe 3.1.3.1 und 3.2.6.1), scheinen von dieser Schutzwirkung zu profitieren, indem sie die Gerölle zur Eiablage aufsuchen, wie z.B. die Spinnen der Gattung Coelotes

Blackwall. Dies wäre auch eine Erklärung für die Konkurrenz von Ameisen und Spinnen um die großen, eingesenkten Steine, die gewissermaßen "sichere Inseln" im Waldboden darstellen. Gegen die im Auwaldgebiet zahlreich vorhandenen Wühlmäuse bieten allerdings auch die Steinblöcke keinen ausreichenden Schutz, wie die Zerstörung dreier Kolonien (siehe 3.2.7.1) zeigte.

Auffallend war in Oberförhring die Konzentration der Stenamma-Nester an Stellen über einem mineralischen Horizont aus Sanden und das offenkundige Meiden von Plätzen mit Gleyuntergrund (siehe 3.2.1). Möglicherweise geben die Ameisen Nistplätzen mit Sanduntergrund auch deshalb den Vorzug, weil die dortige lockere Bodenstruktur eine Ausdehnung der Nahrungssuche in wesentlich größere Tiefe (vgl. 3.3.3.1) erlaubt als an Stellen, an denen eine Ton- oder Gleyschicht als "Barriere" gegen weiteres Vordringen wirkt. Vielleicht spielen aber auch mikroklimatische Faktoren eine Rolle. Eine wasserundurchlässige Schicht kann - im Gegensatz zu einem sandigen Horizont mit seinem stark ausgebildeten Kapillarsystem - das Aufsteigen von Grundwasser in die oberflächennahen Bodenschichten verhindern. Dies könnte sich während längerer Trockenperioden nachteilig auf Organismen auswirken, die, wie S. westwoodi, auf gleichbleibend hohe Boden- und Luftfeuchtigkeit angewiesen sind. V.a. Gründungskolonien, die sich während "günstiger", d.h. feuchter Jahre an derartigen Stellen angesiedelt haben, würden durch eine länger andauernde niederschlagsarme Wetterperiode vernichtet werden. Eine erfolgreiche Etablierung von S. westwoodi, deren Kolonien für die Entwicklung mehrere Jahre benötigen (siehe 3.3.5.2 und 4.2.3.3), könnte so an Stellen mit wasserundurchlässigem m-Horizont stark erschwert oder sogar verhindert werden. Während der Untersuchungen konnten allerdings keine auffallenden Unterschiede bezüglich des Nestklimas in Bauten über Sand- und Gleyhorizont festgestellt werden.

4.1.3.2 Lokalisierung der Nester

Die Lokalisierung von Stenamma-Nestern ist oft schwierig oder gar unmöglich. Auch scheint das Auffinden der Bauten von der Jahreszeit abhängig zu sein. Am ehesten findet man sie zu Beginn des Frühjahres oder im Spätherbst (siehe dazu auch SMITH 1957).

Die Bodenstruktur eines Geländes kann ebenfalls eine Rolle bei

der Lokalisierung von Stenamma-Bauten spielen: Im östlichen Massachussets wurden keine Stenamma-Nester gefunden, obwohl umherlaufende $\varphi\varphi$ häufig unter Steinen und in der Laubstreu auszumachen waren (SMITH 1957). HEADLY (1952) konnte Nester von S. brevicorne nur dadurch lokalisieren, daß er Brotkrumen austreute und die $\varphi\varphi$ beim Heimtragen der Nahrung beobachtete.

Auch die Nester von S. westwoodi gelten als sehr versteckt und schwer auffindbar (ANDRÉ 1881; EMERY 1908; BUSCHINGER 1975).

Schwierigkeiten, wie die oben genannten, traten bei der Lokalisierung der S. westwoodi-Bauten im Oberförhringer Untersuchungsgebiet nicht auf, da fast alle Nester unter Steinen und Aststücken angelegt waren (siehe 3.2.1). Dadurch konnten die Kolonien auch leicht wiedergefunden werden.

Wahrscheinlich ist diese für die Untersuchungen günstige Nestanlage eine Folge des für S. westwoodi auch in den oberen Bodenschichten sehr günstigen Mikroklimas in diesem Habitat (siehe 3.2.4). Dagegen waren die Nester im Veitshöchheimer Gebiet, aufgrund ihrer sehr tiefen Anlage im Boden, wesentlich schwerer zugänglich und konnten erst nach längerer Grabung teilweise freigelegt werden. Die obersten Nestkammern lagen hier mehr als doppelt so tief unter der Erdoberfläche wie im Oberförhringer Gebiet (siehe 3.2.2 und 4.1.3.4.1). Die Angabe von SMITH (1957) bezüglich der Abhängigkeit der Nestlokalisierung vom Gelände wird dadurch bestätigt.

4.1.3.3 Nestkonstruktion

Wie ich feststellen konnte, legt S. westwoodi ihre Bauten bevorzugt im AO-Horizont, also in der dem mineralischen Boden aufliegenden Schicht aus organischem Material, an. Sie ähnelt hierin anderen Arten der Gattung, deren Nester sich ebenfalls meist in der Verrottungsschicht oder in der Basis der Streuschicht befinden und sich - wie drei der untersuchten Nester - bisweilen bis in den mineralischen Horizont erstrecken können (FRANCŒUR 1965). Nestkammern im mineralischen Horizont waren allerdings selten und sind wohl eher als Ausnahme anzusehen (siehe 3.2.2).

Ein typisches Stenamma-Nest besteht aus 1-4 Kammern, die jeweils eine Grundfläche von $2-6\text{cm}^2$ und eine Höhe von ca. 0,5cm besitzen (FRANCŒUR 1965). SMITH (1957) nennt als Maße für die

Kammergrundfläche 2,5 x 2,5cm. Die Kammern liegen in einer Tiefe von 3-15cm, selten auch tiefer. SMITH (1957) gibt mit 30-38cm allerdings eine wesentlich größere Tiefe an.

Nach PISARSKI (1975) stellt die Nestkonstruktion von S. westwoodi einen Primitivtypus dar. DONISTHORPE (1927) und STITZ (1939) beschreiben das Nest von S. westwoodi als eine Kammer mit etwa 2,5cm Durchmesser und 0,65cm Höhe, von der einige kurze, durch Gänge miteinander verbundene Galerien ausgehen. Eine oder mehrere davon stehen mit der Bodenoberfläche in Verbindung.

Diese Angaben kann ich nur zum Teil bestätigen: Bei meinen Untersuchungen der S. westwoodi-Bauten fand ich, daß sie nicht nur aus einer Kammer bestehen (siehe 3.3.2). Zwar ist ein Teil der Nester einkammerig, fast ebensoviele bestehen aber aus zwei oder drei Kammern. Auch vier- und sogar fünfkammerige Bauten kommen vor. Letztere dürften aber eher eine Ausnahme darstellen. S. westwoodi ähnelt bezüglich der Kammeranzahl den nearktischen Arten S. brevicorne und S. schmitti, die ebenfalls aus ein bis vier Kammern bestehen (TALBOT 1957).

Koloniegründende ♀♀ und sehr kleine Völker haben bei S. westwoodi stets nur eine einzige Nestkammer. Mehrkammerig sind im allgemeinen nur die Bauten größerer Kolonien (siehe 3.2.3). Während der Untersuchungen von 1985 bis 1987 wurden von den Völkern, auch bei Zunahme der Individuenzahl, keine zusätzlichen Kammern angelegt. Der Bau neuer Nestkammern nimmt bei S. westwoodi wahrscheinlich sehr lange Zeit in Anspruch.

Waren in den S. westwoodi-Nestern mehrere Kammern vorhanden, lagen diese stets in unterschiedlichen Tiefen. Dadurch unterscheiden sich die Bauten von denen der nearktischen S. brevicorne. Diese legt ihre Nestkammern häufig in gleicher Tiefe an (SMITH 1957). Die Größe der Kammern (Durchmesser und Höhe) stimmten mit den von DONISTHORPE (1927) und STITZ (1939) angegebenen Maßen überein. Ähnlich groß sind nur die Kammern von S. brevicorne (SMITH 1957; TALBOT 1975), während die Nestkammern der anderen bisher untersuchten Arten, z.B. S. diecki und S. schmitti etwas kleiner sind (COLE 1950; SMITH 1957; TALBOT 1975). Bezüglich ihrer glatten Wandstruktur ähneln die Kammern von S. westwoodi denen von S. brevicorne, S. diecki und S. impar (TALBOT 1957, 1975). Die Kammerform entspricht der von S. brevicorne: Je nach

den Gegebenheiten des Nistplatzes (SMITH 1957) ist sie bei den genannten Arten mehr oder weniger rundlich.

Im Gegensatz zu den Angaben von SMITH (1957) und FRANCOEUR (1965) waren die Bauten von S. westwoodi niemals in hohlen Zweigen oder Nußschalen angelegt, die in oder auf der Streu- oder Verrottungsschicht lagen. Dafür wurde das poröse Innere von Steinen als Nistplatz genützt. Derartiges ist von den nearktischen Stenamma-Arten bisher nicht bekannt. Die Anlage von Nestern in Steinspalten ist eher charakteristisch für zahlreiche Arten der Gattungen Leptothorax Mayr und Mychothorax Ruzskij (GÜSSWALD 1932; SUDD 1967; BERNARD 1968; BUSCHINGER 1974; KUTTER 1977; COLLINGWOOD 1979).

Kleine, unter Blättern versteckte Öffnungen, wie sie TALBOT (1957) als Nesteingänge von S. brevicorne-Bauten fand, konnten bei S. westwoodi nicht nachgewiesen werden. (siehe 3.2.2). Mit ca. 15 bis 40cm (Oberföhring) bzw. 40cm und mehr (Veitshöchheim) (siehe 3.2.2) liegen die Bauten von S. westwoodi wesentlich tiefer im Boden als die der meisten anderen Stenamma-Arten. Nur die nearktischen Spezies S. impar und S. meridionale (SMITH 1957; TALBOT 1957, 1975) legen ihre Nester regelmäßig in etwa gleicher Tiefe (10-41 bzw. 25-38cm) an. Andere Stenamma-Arten bauen ihre Nester dagegen in wesentlich geringeren Bodentiefen. Allerdings weichen die diesbezüglichen Angaben z.T. stark voneinander ab, was - wie bei S. westwoodi (siehe 4.1.2.2) - auf unterschiedliche Gegebenheiten der Nistplätze zurückzuführen ist. Bei S. brevicorne liegen die meisten Kammern in etwa 1,5cm, einige jedoch auch in etwa 33cm Tiefe (TALBOT 1957). SMITH (1957) gibt dagegen an, daß sich das Nest dieser Art meist nahe der Bodenoberfläche befindet, oft sogar direkt unter der Moossschicht oder in den ersten Zentimetern (5-13cm) unterhalb der Oberfläche. Für die Bauten von S. diecki gibt TALBOT (1957) eine Tiefe von etwa 30cm an. In Gebieten mit hohem Grundwasserspiegel legt sie ihre Nestkammern dagegen nur 2,5-5cm tief unter der Erdoberfläche auf Baumwurzeln oder von Moos überwachsenen Erdhügeln als fester Basis (TALBOT 1975) an. Die Fähigkeit dieser beiden Spezies, ihre Nistweise den unterschiedlichsten Habitatbedingungen (vgl. 4.1.2.3) optimal anpassen zu können, ist sicher eine wesentliche Ursache ihrer weiten Verbreitung (SMITH 1957; TALBOT 1957, 1975; FRANCOEUR 1965). Die stenotherme (vgl. 4.1.3.4.2)

S. westwoodi ist dazu, wie vermutlich die meisten anderen Stenamma-Arten, nur in vergleichsweise beschränktem Maße fähig. Daher stehen ihr wesentlich weniger Lebensräume zur Verfügung.

Die Stenamma-Arten halten, trotz ihrer Anpassung an niedrigere Temperaturen, während der kältesten Monate Winterruhe (SMITH 1957). Dies trifft auch auf S. westwoodi zu (siehe 3.3.2).

S. impar und S. schmitti verbringen die kalte Jahreszeit in speziellen Überwinterungskammern, die in ca. 10-41cm (im Mittel in etwa 26cm) Tiefe liegen (TALBOT 1975). Bei S. westwoodi fand ich keine derartigen Kammern. Sie überwintert in denselben Kammern, die auch im Sommer bewohnt werden.

4.1.3.4 Nestklima und mikroklimatische Präferenz

4.1.3.4.1 Nesttemperatur und -feuchtigkeit

Der Vergleich von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit an der Bodenoberfläche und in den Stenamma-Bauten ergab, daß sich tages- und jahreszeitlich bedingte Schwankungen beider Faktoren bereits in den obersten Nestkammern (in ca. 20cm Tiefe) nur in stark abgeschwächter Form auswirken. In den tiefergelegenen Kammern ist das Mikroklima noch ausgeglichener. Ähnliches gilt beispielsweise auch für die Erdnester von Tetramorium caespitum (VAN BOVEN 1977). In den S. westwoodi-Nestern herrschen aufgrund ihrer Anlage in größerer Bodentiefe stets verhältnismäßig niedrige Temperaturen bei gleichbleibend hoher Luftfeuchtigkeit. Im Gegensatz zu zahlreichen anderen Formiciden, z.B. Messor Forel, Lasius Fabricius und Formica Linné (WILSON 1971), existieren in den Nestern von S. westwoodi keine Bezirke mit signifikant unterschiedlichen Temperatur- und Feuchtigkeitsgradienten. Temperatur und Feuchtigkeit im Nestinneren sind nur geringen tages- und jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen. Dies bedeutet auch bei hohen Außentemperaturen ein kühles, bei niedrigen Außentemperaturen ein etwas wärmeres Mikroklima in den Bauten (siehe 3.2.4).

Die während der Monate Oktober bis Anfang Dezember gegenüber der Erdoberfläche relativ hohe Boden- und damit Nesttemperatur gestattet den Ameisen noch Aktivität zu einer Zeit, in der sich die Formiciden an den anderen Oberförhringer Nistorten bereits zur Winterruhe zurückgezogen haben (vgl. 3.1.3.2). Diese Verlängerung der aktiven Phase gleicht die durch die Eigenheiten des

Habitats bedingte, verzögerte Wiederaufnahme der Aktivität im Frühjahr gewissermaßen aus (vgl. 3.2.2, 3.3.1 und 4.1.2.2). Zudem stehen auch im Spätherbst noch ausreichend Bodenarthropoden als Nahrung zur Verfügung.

Bis auf wenige Ausnahmen gelten die Arten der Gattung Stenamma als ausgesprochen stenöke Formiciden, die in ihrem Vorkommen auf spezielle mikroklimatische Habitatbedingungen angewiesen sind. Die meisten Stenamma-Arten sind deshalb auf kleine Areale beschränkt (ARNOLDI 1975).

Funde von S. westwoodi-Nestern in trocken-warmen Biotopen (beispielsweise bei Veitshöchheim) können eine Thermo- und Xerophilie dieser Formiciden vortäuschen. Messungen von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit ergaben aber, daß in diesen Bauten das gleiche Mikroklima wie in denen im Oberförhringer Auwald herrschte. Dies war die Folge der Nestanlage in großer Bodentiefe innerhalb einer Gehölzinsel, die gewissermaßen eine "kühle Zelle" in einem ansonsten xerothermen Großlebensraum (vgl. 4.1.2.2) darstellte.

4.1.3.4.2 Mikroklimatische Präferenz

Nach SMITH (1957) ist die Gattung Stenamma an niedere Temperaturen besonders angepaßt. Hinweise auf die Präferenz eines kühlen und gleichbleibend feuchten Habitats der Stenamma-Arten finden sich auch in den Arbeiten von ARNOLDI (1928, 1975), TALBOT (1957, 1965, 1975), BERNARD (1968), BARONI URBANI (1971), VAN BOVEN (1977) und DE BOER (1983).

Eine mögliche Erklärung für diese, innerhalb der Formiciden ungewöhnliche, mikroklimatische Vorliebe der Stenamma-Spezies wäre die Herkunft der Gattung aus der kühlen, feucht-temperierten (JEANNEL 1979) angarischen Region (vgl. 4.1.1.1).

BUSCHINGER (1975, 1979) führt S. westwoodi als mäßig thermo- und xerophile Spezies auf, was allerdings zu bezweifeln ist (vgl. 4.1.2.2).

Schon die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse in den untersuchten Bauten deuten darauf hin, daß S. westwoodi eine ausgesprochen stenotherme und hygrophile, also stenöke Ameisenart ist. Entsprechende Versuche an Laborkolonien bestätigen dies zusätzlich: S. westwoodi erwies sich als sehr empfindlich gegenüber Temperaturen oberhalb +26°C und Feuchtigkeitswerten niedriger

als 80%. Ihre Adaption an niedere Temperaturen bei gleichzeitig hohen Feuchtigkeitswerten teilt sie mit den als "Eiszeitrelikten" angesehenen Arten (Servi-)formica picea und Formica urlensis (Formicinae) (STITZ 1939). Wie diese Arten kann S. westwoodi auch noch bei relativ tiefen Temperaturen aktiv sein (vgl. 3.2.4).

S. westwoodi stellt bezüglich ihrer Ansprüche an das Nestklima gewissermaßen das Gegenstück zu den Spezies der Gattungen Leptothorax Mayr und Mychothorax Ruzskij (Tribus Leptothoracini, Myrmicinae) dar. Die Angehörigen dieser beiden sowie der ihnen verwandte Gattungen sind an ökologisch extreme Habitate angepaßt (GÜSSWALD 1938; SUDD 1967; BERNARD 1968; BUSCHINGER 1974a, b). Beispielsweise ist Leptothorax unifasciatus sowohl wärme- als auch trockenheitsliebend und wie Mychothorax acevorum gegen Kälte unempfindlich. Beide Arten sind fähig, extreme Temperaturbedingungen zu tolerieren. Für die erfolgreiche Larvenentwicklung beider Spezies sind tages- und jahreszeitliche Temperaturschwankungen sogar notwendig (BUSCHINGER 1974b).

Die Bindung von S. westwoodi an ein Milieu mit gleichmäßig hohen Feuchtigkeitswerten hängt vermutlich auch mit ihrem verhältnismäßig wenig differenzierten Sozialverhalten (vgl. 4.1.4.1 und 4.2.2) zusammen. So war S. westwoodi im Experiment (siehe 3.2.4) nicht fähig, wie die meisten anderen Ameisenarten, die Nestfeuchtigkeit durch Eintragen von Wasser zu regulieren. (Monomorium pharaonis ist aufgrund dieser Fähigkeit in der Lage, auch Nistplätze mit nur 58-66% relativer Luftfeuchtigkeit zu bewohnen, WILSON 1971).

4.1.4 Koloniegröße und -zusammensetzung

4.1.4.1 Koloniegröße

Im Vergleich zu den Völkern der meisten anderen Formicidenarten, auch zu den Kolonien nahe verwandter Gattungen aus dem Tribus Stenammini (WHEELER 1910; BERNARD 1968; WILSON 1971; SCHMIDT 1974; KUTTER 1977), wie Aphaenogaster Mayr, Novomessor Emery und Messor Forel, sind die Kolonien der Stenamma- Spezies klein (WASMANN 1906; STITZ 1939; SMITH 1957; FRANCOER 1965; BARONI URBANI 1971; BUSCHINGER 1975, 1979; TALBOT 1975; WHEELER und WHEELER 1986). Sie bestehen nur aus wenigen Dutzend

bis einigen Hundert adulter Tiere (CREIGHTON 1950; SMITH 1957; FRANCOEUR 1965). Die größte bekannte Stenamma-Kolonie (S. schmitti) enthielt 376 adulte Tiere (♀♀, geflügelte ♀♀ und ♂♂).

Vergleiche bezüglich Koloniegröße und -zusammensetzung bei verschiedenen Stenamma-Arten werden allerdings dadurch erschwert, daß häufig nur die adulten Tiere ausgezählt und die unreifen Stadien (Eier, Larven und Puppen) vernachlässigt wurden (WASMANN 1906; PHILLIPS 1921; STITZ 1939; COLE 1950; COLLINGWOOD 1979). Oft werden auch die Angehörigen der einzelnen Kasten und Brutstadien nicht zahlenmäßig gesondert aufgeführt (WASMANN 1906; PHILLIPS 1921; BUSCHINGER 1975, 1979).

Weiterhin dürften die z.T. sehr unterschiedlichen Angaben zur Koloniegröße auch darin begründet sein, daß nur wenige (COLE 1950; WHEELER und WHEELER 1978; VAN PELT 1983) oder unterschiedlich alte (SMITH 1957; TALBOT 1957, 1965, 1975; FRANCOEUR 1965) Völker untersucht wurden.

Zählungen während verschiedener Jahreszeiten sind ebenfalls eine Ursache für voneinander abweichende Ergebnisse: Die größten Individuenzahlen finden sich im Sommer und im Herbst, wenn außer den verschiedenen Brutstadien auch die jungen Geschlechtstiere anwesend sind (SMITH 1957; TALBOT 1957; FRANCOEUR 1965). Zählungen zu anderen Zeiten ergeben kleinere Zahlen. Manchmal fehlen aber auch Angaben zur Jahreszeit, wie bei WASMANN (1906), STITZ (1939) und COLLINGWOOD (1979).

Zur Größe von S. westwoodi-Völkern finden sich in der Literatur nur wenige Angaben: WASMANN (1906) beschreibt eine Kolonie mit 92 Individuen (80 ♀♀ und 12 ♂♂), PHILLIPS (1921) eine aus 20 ♀♀ und einigen Larven. STITZ (1939) gibt als Koloniegröße ca. 80 ♀♀ und 1 ♂, BUSCHINGER (1979) "kaum mehr als hundert Individuen" an. COLLINGWOOD (1979) nennt als ♀♀-Zahl bis zu 150.

Die Individuenzahlen, die ich durch Ausgraben vollständiger Kolonien ermittelte, stimmen im wesentlichen mit den obigen Angaben überein. Auszählungen (siehe 3.2.5) ergaben, daß ein Volk von S. westwoodi z.B. im Juli im Mittel aus 50 ♀♀, 22,6 Eiern, 32,5 Larven und 23,4 Puppen besteht (siehe 3.3.5, Tabelle 3). Wie aus den Tabellen 1a-d und 2 hervorgeht, können die Nester von S. westwoodi aber auch durchaus wesentlich mehr Tiere enthalten als bei STITZ (1939) und BUSCHINGER (1979) angegeben. Die beiden

Kolonien mit mehr als 120 Tieren (siehe 3.2.5, Tabellen 1a-d) zeigen, daß große S. westwoodi-Völker durchaus die von COLLINGWOOD (1979) angegebene hohe Individuenzahl erreichen können. Völker mit weniger als zehn adulten Tieren sind wahrscheinlich Jungkolonien im 1. oder 2. Jahr nach der Gründung. Darauf deuten die Versuche zur Koloniegründung hin (siehe 3.3.5.2).

S. westwoodi entspricht bezüglich ihrer Koloniegröße am ehesten den nearktischen Arten S. diecki und S. impar. Allerdings weichen die Angaben zu den Individuenzahlen bei diesen Spezies z.T. beträchtlich voneinander ab:

COLE (1950) nennt als Individuenzahlen für S. diecki 1-29 ♀♀ und jeweils 1 ♂ mit Brut pro Nest. Die Anzahl der vorhandenen Eier liegt dabei zwischen 16 und 32. SMITH (1957) gibt als Maximum (im Juli) 182 adulte Tiere an (97 ♀♀, 1 ♂, 56 Jung-♀♀ und 28 ♂♂) und 99 Puppen (98 ♀♀-Puppen und 1 ♂-Puppe). FRANCOEUR (1965) zählte in S. diecki-Kolonien 5-103 ($\bar{n}=41$) adulte Tiere. TALBOT (1975) erwähnt, daß die größte aufgefundene Kolonie dieser Stenamma-Art 413 Tiere (davon 221 ♀♀) enthielt. Sie wurde im Herbst untersucht.

Für S. impar gibt SMITH (1957) als Minimum 5, als Maximum 109 ♀♀ an. Ein von BOHNSACK (bei SMITH (1957) ohne Quellenangabe zitiert) beschriebenes Nest dieser Spezies enthielt Mitte August 37 Tiere (33 ♀♀, 3 Jung-♀♀ und 1 ♂).

Die großen Individuenzahlen von S. brevicorne dürften die S. westwoodi-Völker auch bei Präsenz der Alaten nicht erreichen. S. brevicorne-Kolonien enthalten nach SMITH (1957) wenige Dutzend bis etwa 100 adulte Tiere, wobei das größte Volk 125 Individuen (105 ♀♀, 8 Jung-♀♀ und 12 ♂♂) umfaßte. Detaillierte Angaben zu dieser Spezies macht TALBOT (1965): Sie gibt als Individuenzahlen (Ende Juni) für zwölf Kolonien 164-331, als Mittel ($\bar{n}$) 228,7 Tiere an. Diese Zahlen setzen sich wie folgt zusammen: 7-52 ($\bar{n}=26,3$) Eier, 17-151 ($\bar{n}=59,9$) Larven, 1-147 ($\bar{n}=50$) Puppen und 20-144 ($\bar{n}=69,8$) ♀♀.

Die maximal erreichbare Größe ihrer Kolonien spiegelt zwar nicht den evolutiven Stand einer Ameisenart wieder, jedoch ist das Sozialverhalten bei Spezies mit großen Kolonien am meisten ausgeprägt (WILSON 1971). In diesem Zusammenhang fällt auf, daß S. westwoodi mit ihren kleinen Kolonien im Vergleich zu anderen Formiciden ein nur wenig entwickeltes Sozialverhalten zeigt, be-

sonders bei Nahrungssuche und -verteilung (siehe 3.3.3.1 und 3.3.4.3), Brutpflege (siehe 3.3.4.3) und Verteidigung der Kolonie (siehe 3.3.4.5).

4.1.4.2 Zusammensetzung der Kolonien

4.1.4.2.1 Königinnen

S. brevicorne, S. diecki und S. impar gelten als monogyne Formicidenarten (COLE 1950; SMITH 1957; TALBOT 1957, 1975), d.h., daß in jeder Kolonie nur ein eierlegendes ♀ vorhanden ist. Monogynie soll auch bei anderen Stenamma-Spezies die Regel sein (SMITH 1957; TALBOT 1957). Allerdings wurden von einigen Arten, z.B. S. meridionale (Smith) bisher noch zu wenige Kolonien untersucht (SMITH 1957; TALBOT 1957) oder, wie bei S. schmitti Wheeler, die ♀♀ nicht gefunden (TALBOT 1957), sodaß Monogynie nicht unbedingt für alle Stenamma-Arten gelten muß.

Zur ♀♀-Zahl bei S. westwoodi gibt es ebenfalls unterschiedliche Angaben: STITZ (1939), BERNARD (1968) und COLLINGWOOD (1979) sehen die Art als monogyn an. BUSCHINGER (1979) fand neben monogynen Kolonien auch solche mit mehreren fertilen ♀♀.

Bei meinen Untersuchungen stellte ich fest, daß die Überwiegende Mehrheit der Oberführer Kolonien nur ein ♀ enthielten. In zwei Völkern fand ich jedoch zwei bzw. drei fertile ♀♀ (siehe 3.2.5, Tabellen 1a-d). Diese beiden Kolonien können daher als polygyn bezeichnet werden. BUSCHINGERS Aussage wird durch diesen Befund bestätigt. Diese Funde von mehreren eierlegenden ♀♀ bei einer sonst vorwiegend monogynen Art erinnern an die Verhältnisse, die BUSCHINGER (1970) bei Myrmecina graminicola beschreibt. Auch S. westwoodi gehört damit zur Gruppe der regelmäßig monogynen oder fakultativ polygynen (BUSCHINGER 1970) Ameisenspezies. Eine derartige Polygynie kann durch die gemeinsame Koloniegründung mehrerer Jung-♀♀ (Pleometrose oder Allianz) entstehen (SUDD 1967; BUSCHINGER 1970; WILSON 1971; DUMPERT 1978).

Laborversuche, bei denen mehrere begattete Jung-♀♀ gemeinsam erfolgreich Kolonien gründeten (siehe 3.3.5.2), zeigten, daß auch S. westwoodi zur Pleometrose fähig ist. Dieser Koloniegründungsmodus kann die Überlebensrate der ♀♀ erhöhen (WALOFF 1957; WILSON 1966). Dasselbe trifft sicher auch zu, wenn Jung-♀♀ von älteren, königinnenlosen Völkern adoptiert werden, wie unter Ab-

satz 3.3.5.2 beschrieben. Ob polygyne S. westwoodi-Kolonien aber durch Adoption weiterer ♀♀ entstehen können, ist fraglich. Die Monogynie in älteren S. westwoodi-Völkern ist wahrscheinlich, wie bei M. garminicola (BUSCHINGER 1970), durch einen Verhaltenskomplex gesichert. Die Überwiegende Anzahl von Kolonien mit nur einem ♀ spricht dafür.

Wie aus Absatz 3.2.5 hervorgeht, sind die Individuenzahlen polygyner Völker nicht größer als die monogynen. Möglicherweise sind dafür Regelmechanismen (z.B. eine Rangordnung unter den ♀♀) verantwortlich, durch die die Eiablageraten der ♀♀ gesteuert werden.

Zur Klärung und Quantifizierung dieses Sachverhaltes könnten Versuche beitragen, bei denen junge, bereits begattete ♀♀ Freiland- und Laborkolonien zugesetzt und insbesondere auch auf Pheromone hin untersucht werden. Derartigen Versuchen sind allerdings durch die verhältnismäßig geringe Anzahl verfügbarer, begatteter ♀♀ Grenzen gesetzt.

4.1.4.2.2 Alaten

Bei den bisher genauer untersuchten nearktischen Stenamma-Spezies werden junge, geflügelte Geschlechtstiere vom Hochsommer bis zum Frühherbst produziert (TALBOT und HEADLY 1948; SMITH 1957; TALBOT 1957, 1975; LETENDRE und PILON 1972). Dies ist auch bei S. westwoodi der Fall (STITZ 1939; VAN BOVEN 1977; COLLINGWOOD 1979; H. HILPERT, briefliche Mitteilung).

In den Oberförhringer Kolonien stellte ich Alatenpuppen von Ende Juli bis Anfang September fest, adulte Geschlechtstiere von Mitte August bis Mitte November (siehe 3.2.5). In den Wintermonaten fand ich niemals geflügelte Geschlechtstiere in den Mutternestern. Im Gegensatz zu einigen der nearktischen Arten, z.B. S. brevicorne, S. diecki und S. schmitti (WHEELER 1910; SMITH 1957; KANNOWSKI 1958; TALBOT 1965), überwintern die Alaten von S. westwoodi nicht.

Die Entwicklung der Alaten ist, wie die der ♀♀, von der Witterung abhängig: 1986 traten die ersten geflügelten Geschlechtstiere etwa eine Woche früher als 1985 auf. Trotz möglicher zeitlicher Verschiebungen produziert S. westwoodi, wie die anderen aufgeführten Stenamma-Arten, ihre Geschlechtstiere relativ spät im Jahr.

Nach SMITH (1957) produzieren Stenamma-Kolonien entweder nur ♀♀, nur ♂♂ oder beide Geschlechtstierformen. In den von mir untersuchten S. westwoodi-Kolonien, die Alaten hervorbrachten, fand ich stets beide Geschlechter nebeneinander, allerdings in etwas unterschiedlichem Verhältnis zueinander. Der Anteil von Alaten an der Zahl adulter Individuen in den Kolonien mit Geschlechtstieren liegt bei S. westwoodi mit 26,4% etwas höher als bei S. diecki (24,13%, LETENDRE und PILON 1972). Das Verhältnis der Geschlechter zueinander ist mit 1:1,1 (entsprechend 19,3 ♀♀ : 20,9 ♂♂) ausgeglichener als bei S. brevicorne (9,4 ♀♀ : 11,2 ♂♂, TALBOT 1965) und S. diecki (21,2 ♀♀ : 26,7 ♂♂, LETENDRE und PILON 1972).

Wie bei den anderen Stenamma-Spezies (SMITH 1957) werden junge, geflügelte Geschlechtstiere nur von größeren und damit älteren Kolonien ($n_{♀♀} > 67$) erzeugt (siehe 3.2.5, Tabelle 1a-d). S. westwoodi verhält sich diesbezüglich wie viele anderen Formiciden: Bei Myrmica sulcinodis beispielsweise entstehen Geschlechtstiere ebenfalls nur in älteren Kolonien, während jüngere nur ♀♀ produzieren (DUMPERT 1978).

Junge Völker bringen in den ersten Jahren nach der Koloniegründung noch keine Alaten hervor, da die Kolonien erst ein genügend großes Jagdgebiet aufbauen müssen. Dadurch kann später bei der Aufzucht der Geschlechtstiere erhöhte Energiebedarf gedeckt werden (VAN BOVEN 1977). Für eine Spezies wie S. westwoodi, deren Nahrung vorwiegend aus Fleisch besteht (siehe 3.3.3.2), ist es besonders wichtig, zunächst nur ♀♀ und damit Jägerinnen und Sammlerinnen zu produzieren. Dadurch steigern und sichern die Kolonien zunächst den Jagderfolg und somit die ständige Nahrungszufuhr und erreichen schließlich sogar einen Nahrungsüberschuß. Erst wenn das der Fall ist, können es sich die Völker leisten, an der Nahrungsbeschaffung nicht beteiligte Tiere mit einem erhöhten Nahrungsbedarf, also junge Geschlechtstiere, aufzuziehen. S. westwoodi-Kolonien erreichen dieses Stadium offenbar mit etwa 70 ♀♀.

4.1.4.2.3 Brut

Die Nester von S. westwoodi enthalten, wie die vieler anderer Myrmicinae (DUMPERT 1978), das ganze Jahr über Brut (siehe 3.2.5). In den untersuchten S. westwoodi-Kolonien fand ich von Mitte Mai bis Anfang Oktober alle unreifen Formen (Eier, Larven und Puppen) nebeneinander. Als Überwinternde Jugendstadien stellte ich ausschließlich Larven von 0,7-1,2mm Länge fest. S. westwoodi gleicht hierin den nearktischen Stenamma-Spezies. (SMITH 1975; TALBOT 1957, 1975). Bei S. impar fand TALBOT (1957) zwar noch im Oktober Eier, SMITH (1957) bezweifelt jedoch deren Fähigkeit zu Überwintern.

Bei S. westwoodi kommen im Juli, wenn die meiste Brut vorhanden ist, im Mittel auf 50,1 ♀♀ insgesamt 79,6 unreife Stadien (22,6 Eier, 32,5 Larven und 23,4 Puppen). Auf 1 ♀ entfielen also 1,6 Jugendstadien (siehe 3.2.5, Tabelle 3).

In S. brevicorne-Völkern kommen zur gleichen Jahreszeit im Mittel auf 69,8 adulte ♀♀ insgesamt 136,2 unreife Stadien (26,3 Eier, 59,9 Larven und 50 ♀♀-Puppen). Das entspricht einem Verhältnis der ♀♀ zur Brut von etwa 1 : 2 (TALBOT 1957, 1975). Eine S. westwoodi-♀ hat also durchschnittlich weniger Jugendstadien zu versorgen als eine von S. brevicorne.

Aus der unterschiedlichen Zusammensetzung der Kolonien während des Jahresverlaufs lassen sich Rückschlüsse auf den jahreszeitlichen Rhythmus der Brutentwicklung von S. westwoodi ziehen: Die ersten Überwinternten Larven erreichen etwa Anfang Juli, die letzten (sowohl die von ♀♀ als auch die von Geschlechtstieren) im September das Pupalstadium. Während die neue Imaginalgeneration auftritt, wächst aus den von Anfang Mai bis Ende August abgelegten Eier die neue Larvengeneration heran. Von dieser überwintert dann wiederum der größte Teil. Ob das Überwinternde Larvenstadium - wie z.B. bei Myrmica ruginodis (BRIAN 1974) - für die Determinierung der weiblichen Kasten entscheidend ist, bleibt noch zu klären.

4.1.4.2.4 Abnorme Kolonien

STITZ (1939) erwähnt Funde von einigen "abnorm" zusammengesetzten S. westwoodi-Kolonien, die beispielsweise aus 1 ♀ und 5 ♂♂, 2 ♀♀ und 1 ♂ oder 2 ♀♀, 6 ♀♀ und einigen Larven bestanden. Wahr-

scheinlich handelt es sich bei diesen "Kolonien" nur um Teile von Völkern, die selbst nicht aufzufinden waren, da sie an unzugänglichen Plätzen nisteten.

Andererseits könnte sich die Entstehung derartiger, z.T. sicher nicht lebensfähigen Aggregationen aus dem Verhalten der Geschlechtstiere während und nach der Paarungszeit (siehe 3.3.5.1 und 3.3.5.2). ergeben. Ansammlungen von ♀♀ und ♂♂ dürften wohl durch das Zusammentreffen von nahrungssuchenden ♀♀ mit ♂♂ entstehen, die sich nach dem Hochzeitsflug in ein gemeinsames Versteck zurückgezogen haben. Bei der Aggregation von ♀♀, ♀♀ und Larven handelt es sich vielleicht um eine durch Pleometrose entstandene Jungkolonie (vgl. 4.1.4.2.1).

4.1.5 Synöken

4.1.5.1 Tierische Synöken

Während bei den mit Stenamma verwandten Gattungen Aphaenogaster Mayr und Messor Forel (SCHMIDT 1974) zahlreiche Ameisengäste vorkommen (BERNARD 1968; WILSON 1971), gibt es bisher keinerlei Hinweise auf Synöken, Symphilen und Sozialparasiten bei Stenamma-Arten.

Während meiner Untersuchungen fand ich keine tierischen Gäste in den S. westwoodi-Kolonien (siehe 3.2.6.1), obwohl in den Nestern ausreichend Abfälle als potentielle Nahrung für Synöken vorhanden waren (siehe 3.3.4.4).

WASMANN (1905) beschreibt die gelungene Einführung von Atemeles emarginatus Payk. und A. paradoxus Grav. (Staphylinidae, Coleoptera) in eine S. westwoodi-Kolonie. Diese Käfer sind jedoch normalerweise keine Synöken bei S. westwoodi, sondern bei Myrmica-Arten (BERNARD 1968). WASMANN (1905) beobachtete zwar niemals eine orale Fütterung der Atemeles durch S. westwoodi, schließt aber aus dem "Gedeihen" der Käfer, daß eine solche stattfinden muß. Dies ist aufgrund der vorliegenden Ergebnisse jedoch zu bezweifeln (vgl. 3.3.4.3).

Das Fehlen von Synöken und Sozialparasiten bei Stenamma ist vielleicht auf das spezifische Mikroklima an deren Nistplätzen und in den Nestern zurückzuführen (siehe 3.2.1 und 3.2.4).

Nach WILSON (1971) werden vor allem Ameisen in gebirgigen und trockenen Grenzregionen parasitiert. Dort erleichtern zeitweise

herrschende niedrige Temperaturen das Eindringen artfremder Organismen bei den eher wärmeliebenden Wirtsarten. Das Eindringen von Parasiten oder Gästen in die Nester der an niedere Temperaturen gut adaptierten Stenamma-Arten (vgl. 1.3.4.2), die zudem an Orten mit einem ausgeglichenen Mikroklima leben, würde dadurch stark erschwert werden.

Eine andere Erklärung für das Fehlen tierischer Gäste bei Stenamma-Arten wäre die vorwiegend carnivore Ernährungsweise dieser Ameisen (siehe 3.3.3.2 und 4.2.1.3). Möglicherweise werden Eindringlinge, auch wenn sie Exsudate produzierende Organe haben (WILSON 1971; DUMPERT 1978), unter natürlichen Bedingungen stets als Beute betrachtet.

Zur Klärung dieses Sachverhaltes könnten nur weitere "Einführungsversuche" mit verschiedenen Ameisengästen in Freilandkolonien von S. westwoodi beitragen.

4.1.5.2 Pilze

TALBOT (1975) weist ausdrücklich darauf hin, daß die von ihr untersuchten Nester von S. diecki normalerweise frei von Schimmelpilzen waren, obwohl der umgebende Boden von zahlreichen Pilzhyphen durchzogen war.

S. westwoodi unterscheidet sich in diesem Punkt auffallend von ihrer Verwandten: Bereits DONISTHORPE (1927) und STITZ (1939) erwähnen einen "bläulich-grünen Überzug, der bei Vergrößerung den Eindruck eines Pilzmyzels machte" (STITZ 1939). Die beiden Autoren gehen jedoch nicht näher auf dieses Phänomen ein. Auch eine Klassifizierung des Pilzes fehlte bisher. In späteren Arbeiten wird der Pilz überhaupt nicht mehr erwähnt.

Bei meinen Untersuchungen stellte ich in etwas weniger als der Hälfte der S. westwoodi-Bauten ein Pilzmyzel fest, das im Aussehen der Beschreibung von DONISTHORPE (1927) und STITZ (1939) entsprach. Ich fand jedoch keine Hinweise auf eine Symbiose zwischen S. westwoodi und diesem nunmehr als Trichoderma identifizierten Pilz (vgl. 3.2.6.2). Am ehesten ist er wohl als Synöke anzusehen, der die Abfälle in den von ihm bewohnten Stenamma-Nestern nutzt.

Für die Ernährung von S. westwoodi spielt Trichoderma wohl keine Rolle, im Gegensatz zu den Futterpilzen der Attini (Blattschneiderameisen; Myrmicinae).

Möglicherweise profitiert zumindest ein Teil der S. westwoodi-Kolonien aber von der Anwesenheit des Pilzes dadurch, daß die im verhältnismäßig lockeren Boden angelegten Nester durch den Bewuchs der Kammerwände mit den Myzelien eine größere Stabilität gewinnen. Dies ist z.B. bei (Dendro-)lasius fuliginosus, bisweilen bei (Chtono-)lasius umbratus und bei Lasius rabaudi der Fall (STITZ 1939; SUDD 1967; KUTTER 1969; WILSON 1971; DUMPERT 1978; GÜSSWALD 1985).

Ein weiterer Vorteil, den die Ameisen aus dem Vorhandensein von Trichoderma ziehen könnten, wäre ein gewisser Schutz vor parasitischen Pilzen, wie Penicillium spec., durch die Abgabe eines Antibiotikums. Darauf deuten auch die Kulturversuche von Trichoderma spec. und Penicillium spec. auf gemeinsamem Nährboden hin (siehe 3.2.6.2 und 3.2.7.3).

4.1.6 Konkurrenz und Territorialität

Unter den S. westwoodi-Kolonien besteht eine schwach ausgeprägte, intraspezifische Konkurrenz. Dies zeigt sich daran, daß die Kolonien zwar eine hohe Dichte erreichen können, dabei aber stets - allerdings verhältnismäßig kleine - Territorien um den Nestbereich aufrechterhalten: Auch unter sehr großen Decksteinen ($\varnothing$ 35-40 cm) und Holzstücken, die noch einer weiteren Kolonie Platz böten, war immer nur ein Volk zu finden (siehe 3.2.3).

Die schwach ausgeprägte Territorialität von S. westwoodi ist möglicherweise eine Adaption an die nur in begrenzter Anzahl verfügbaren Nistplätze mit den für die Spezies geeigneten mikroklimatischen Bedingungen (vgl. 3.2.1, 4.1.3.1 und 4.1.3.4.2). Eine Koexistenz mehrerer Kolonien der gleichen Art in derartigen "Inselhabitaten" ist nur dann möglich, wenn die intraspezifische Aggression zwar einerseits groß genug ist, um die Individualität der Völker aufrechtzuerhalten, andererseits aber so gering ist, daß sie nicht zur Vernichtung von Nachbar- oder Gründungskolonien führt, wie dies bei sehr vielen Ameisenspezies der Fall ist (SUDD 1967; WILSON 1971; DUMPERT 1978; GÜSSWALD 1985). Dafür sprechen das Fehlen des sog. "spacing", also die Vernichtung von koloniegründenden ♀♀ und Jungkolonien durch bereits etablierte Völker bei S. westwoodi und das wenig

aggressive Verhalten gegenüber nestfremden, aber arteigenen Tieren.

Solange die Verhältnisse am Nistort stabil sind, dürften andere Ameisenspezies nur eine unbedeutende Rolle als Nahrungs- und Nestkonkurrenten von S. westwoodi spielen. Die Bedingungen am Nistplatz scheinen gewissermaßen eine "mikroklimatische Barriere" gegen das Vordringen anderer, auf höhere Temperaturen angewiesene Ameisenarten zu bilden. Erst Veränderungen an den Stenamma-Nistplätzen, die wiederum eine Änderung des dort herrschenden Mikroklimas zur Folge haben, ermöglichen die Ansiedlung anderer, konkurrenzstärkerer Formiciden. Unter diesen dürfte besonders die euryöke (STITZ 1939; BERNARD 1968; KUTTER 1977; COLLINGWOOD 1979) Lasius niger als Konkurrent von S. westwoodi in Betracht kommen. Dafür sprechen das Verschwinden von S. westwoodi-Kolonien unter gleichzeitiger Okkupation ihrer Nistplätze durch L. niger (siehe 3.2.7.1).

Nach WILSON (1971) konkurrieren besonders solche Ameisenarten um Nahrung und Nistplätze miteinander, die etwa die gleiche Körpergröße besitzen. Dies trifft bei Lasius niger (Körperlänge der ♀♀ 2,0-5,0mm (KUTTER 1977)) und S. westwoodi (Körperlänge der ♀♀ 3,0-3,7mm) voll zu. Die im Stenamma-Habitat ebenfalls neu etablierte größere Myrmica laevinodis (Körperlänge der ♀♀ 4,0-5,3mm (KUTTER 1977)) ist dagegen wohl kein bedeutender Konkurrent von S. westwoodi. Dafür sprechen die Funde von Kolonien beider Arten unter gemeinsamen Neststeinen (siehe 3.2.3). Auch bezüglich der Nahrung dürfte zwischen den beider Arten nur eine schwache Konkurrenz bestehen: M. laevinodis deckt ihren Nahrungsbedarf, im Gegensatz zu S. westwoodi, zu einem großen Teil aus den Ausscheidungen von Pflanzenläusen, die sie z.T. auch in ihren Nestern hält (STITZ 1939).

Ihre Stenökie macht S. westwoodi zu einem guten Bioindikator: Ihr Vorhandensein zeigt ein stabiles und intaktes Habitat an. Ihr Verschwinden deutet auf eine Veränderung der Habitatbedingungen hin.

4.2 S. westwoodi: Lebensweise

4.2.1 Ernährung

4.2.1.1 Nahrungssuche

Die Stenamma-Arten gelten als Cryptobionten, die nur selten außerhalb ihrer Nester anzutreffen sind (WASMANN 1906; EMERY 1908; ARNOLDI 1928, 1975; CREIGHTON 1950; SMITH 1957). Auch die fossile S. berendti soll eine Erdbewohnerin gewesen sein (SMITH 1957).

Über die Lebensweise von S. westwoodi gehen die Meinungen auseinander: WASMANN (1906) und VAN BOVEN (1977) schreiben ihr eine unterirdische Lebensweise zu. BERNARD (1968) und ARNOLDI (1975) sehen die auffallend kleinen Augen der ♀♀ als Hinweis auf eine cryptobiontische Lebensweise an. COLLINGWOOD (1979) erwähnt dagegen, daß S. westwoodi zu Tagesbeginn oder an trüben, warmen Tagen oberirdisch auf Nahrungssuche geht. Nach DE BOER (1983) ist sie, wenn auch selten, oberirdisch anzutreffen.

Diese unterschiedlichen Angaben sind eventuell darin begründet, daß die Tiere stets nur einzeln und in geringer Zahl auf Nahrungssuche gehen (siehe 3.3.3.1). Durch ihre unauffällige, rötlich-braune Färbung können sie dabei der Aufmerksamkeit des Beobachters leicht entgehen (SMITH 1957).

Meine Beobachtungen der Tiere während der Nahrungssuche bestätigen die Ansicht von COLLINGWOOD (1979) und DE BOER (1983): S. westwoodi geht sowohl unter- als auch oberirdisch auf Nahrungssuche. Im Untersuchungsgebiet fouragierte sie allerdings zu allen Tageszeiten epigäisch. Möglicherweise paßt sie ihr Verhalten bei der Nahrungssuche aber in anderen, z.B. oberflächlich trockeneren Habitaten den dortigen Gegebenheiten an und sucht dort ihre Nahrung ausschließlich unterirdisch, wie die nearktische S. brevicorne (SMITH 1957).

Hypogäische Ameisenarten sind durch geringe Körpergröße, reduzierte oder fehlende Augen und bleiche Körperfärbung charakterisiert (WHEELER 1910). Die Anzahl der Ommatiden ist korreliert mit der Zeitspanne, die eine Ameisenart oberirdisch auf der Nahrungssuche verbringt (WILSON 1971). S. westwoodi weist zwar einige dieser Merkmale auf: Sie ist eine kleine Ameise, deren Augen im Vergleich zu gut sehenden Spezies, wie z.B. Formica-

Arten (600 Ommatiden pro Auge (SUDD (1967))), mit jeweils nur ca. 45 Ommatiden (VAN BOVEN 1977) schwach entwickelt sind (vgl. 1.1). Ihr kräftiges, dunkel pigmentiertes Integument entspricht jedoch nicht dem von WHEELER (1910) genannten Merkmal. S. westwoodi ist demnach nicht als echter Cryptobiont anzusehen, was durch die Beobachtungen bei der Nahrungssuche noch zusätzlich bestätigt wird.

S. westwoodi ist wie Myrmecina graminicola auch häufig in Höhlen zu finden. Echte Troglobionten sind die beiden Ameisenspezies jedoch nicht. Wahrscheinlich gelangen die Tiere bei der Nahrungssuche aus den Bodenschichten über der Höhlendecke in die Höhlen hinein (BERNARD 1968).

4.2.1.2 Nahrungsrevier

Im Vergleich zu anderen Ameisenarten (HASKINS und HASKINS 1950; WELLENSTEIN 1952; BRIAN 1955; SUDD 1967; WILSON 1971) ist das Jagdrevier von S. westwoodi flächenmäßig sehr klein. Mit ca. $1,6\text{m}^2$ entspricht es etwa dem von S. brevicorne mit $1,42\text{m}^2$ (TALBOT 1965).

Beim Ausgraben von Kolonien konnte ich mehrfach feststellen, daß das Nahrungsrevier von S. westwoodi aber nicht nur flächig ist, sondern sich auch bis in eine größere Bodentiefe erstreckt. Durch diese dreidimensionale Nutzung des Habitats vergrößert sich der für die Nahrungssuche zur Verfügung stehende Raum beträchtlich. Dies ist wohl auch der Grund, weshalb S. westwoodi die Nahrungssuche auf die nähere Nestumgebung beschränken kann, in der zudem ein ständiges Angebot an Beutetieren herrscht (siehe 3.1.3.1). Formiciden, die wie Myrmica scabrinodis, Lasius niger und (Servi-)formica fusca nicht unterirdisch jagen, müssen bei der Nahrungssuche weit größere Entfernungen vom Nest zurücklegen (SUDD 1967).

4.2.1.3 Nahrungsspektrum

Beobachtungen im Freiland und Fütterungsversuche in den Labornestern ergaben, daß sich S. westwoodi hauptsächlich carnivor ernährt (siehe 3.3.3.2). Die Angaben von DONISTHORPE (1927), STITZ (1939), CREIGHTON (1950); SMITH (1957); FRANCOEUR (1965), COLLINGWOOD (1979) und WHEELER und WHEELER (1986) konnten dadurch bestätigt werden. Ob S. westwoodi im Freiland hauptsächlich verendende bzw. tote Tiere als Nahrung einträgt oder eher

lebende Beute erjagt, konnte ich nicht feststellen. Beobachtungen in den Labornestern zeigten aber, daß die Ameisen durchaus fähig sind, selbst schnelle Beutetiere wie Collembolen zu erlegen, obwohl sie - im Gegensatz zu den Dacetini - weder im Verhalten, noch in ihrer Morphologie auf derartige Beutetiere spezialisiert sind (vgl. 3.3.3.3).

Im Gegensatz zu den verwandten Gattungen Aphaenogaster Mayr und Messor Forel, deren Stachelapparat reduziert ist, (BERNARD 1968), verfügt S. westwoodi über einen gutentwickelten Stachel, den sie regelmäßig bei der Jagd einsetzt (siehe 3.2.7.3). BERNARD (1968) wertet das Vorhandensein eines Stachels und dessen Einsatz zur Überwältigung der Beute bei Formiciden als primitives Merkmal. Stenamma nimmt diesbezüglich also einen ursprünglicheren Status innerhalb der Stenammini ein als die beiden anderen Gattungen.

Die Beute wird, wie bei S. schmitti (BROWN, zitiert in SMITH 1957; FRANCOEUR 1965), stets als Ganzes eingetragen. Stenamma ähnelt hierin anderen Myrmicinen, z.B. Arten der Gattung Myrmica Latreille und Pheidole Westwood (Wilson 1971).

SMITH (1957) und FRANCOEUR (1965) behaupten, daß sich die Arten der Gattung Stenamma ausschließlich von tierischer Kost (hauptsächlich Microarthropoden) ernähren. Nach DONISTHORPE (1927) zeigt auch S. westwoodi für Honig kaum Interesse. Dies soll auch für die anderen Stenamma-Arten gelten (SMITH 1957). Nach den Angaben dieser Autorin besuchen Stenamma-Spezies weder Honigtau produzierende Insekten, noch nehmen sie Honigtau an.

Meine Fütterungsversuche sowie Beobachtungen im Freiland zeigten jedoch, daß S. westwoodi zumindest einen Teil ihres Kohlehydratbedarfs aus Honigtau und anderen zuckerhaltigen Flüssigkeiten deckt. Bezüglich der Aufnahme von herabgefallenem Honigtau ähnelt S. westwoodi den Arten Leptothorax Mayr (SUDD 1967).

DONISTHORPE (1927) erwähnt, daß S. westwoodi in Gefangenschaft außer Insekten auch stärkehaltige Nahrung, wie Brot und Kuchenkrümel, annimmt. Diese Beobachtungen konnte ich durch entsprechende Versuche bestätigen. Auch andere Stenamma-Arten nehmen stärkehaltige Nahrung an: HEADLY (1952) konnte z.B. S. brevicorne (Mayr) mit Brotkrumen anlocken (vgl. 4.1.3.2).

Offensichtlich ist, zumindest bei einigen Stenamma-Spezies, in Ansätzen die Fähigkeit entwickelt, feste, stärkehaltige Nahrung

zu verwerten. Eine derartige Ernährungsweise ist auch bei den meisten der Stenamma nahestehenden Gattungen des Subtribus Stenammini entwickelt, z.B. bei Aphaenogaster Mayr, speziell jedoch bei den "Ernteameisen" Messor Forel, Novomessor Emery und Veromessor Forel. Diese Ameisen leben z.T. von Stärke, die sie aus Samen gewinnen, nehmen jedoch auch Fleischnahrung und zuckerhaltige Flüssigkeiten auf (SUDD 1967; BERNARD 1968; WILSON 1971; DUMPERT 1978). Die Fähigkeit, Pflanzenstärke als Nahrung zu nutzen, stellt innerhalb der Myrmicinae wahrscheinlich ein ursprüngliches Entwicklungspotential dar und ist für diese Unterfamilie charakteristisch (BROWN 1954; DUMPERT 1978). Möglicherweise ist sie korreliert mit dem Fehlen eines komplexen Proventriculus und eines dehnbaren Gasters bei dieser Unterfamilie (BERNARD 1968).

4.2.2 Sozialverhalten

4.2.2.1 Intra- und interspezifisches Verhalten

Die Arten der Gattung Stenamma gelten als träge Tiere mit langsamen Bewegungen (STITZ 1939; SMITH 1957; TALBOT 1957, 1975; COLLINGWOOD 1979; WHEELER und WHEELER 1986). Diese Eigenschaft haben sie mit vielen anderen, auch nicht näher verwandten (SCHMIDT 1974) Myrmicinae, z.B. Leptothorax Mayr und Solenopsis Westwood, gemeinsam (BERNARD 1968). KUTTER (1971) bezeichnet die Aktivität von S. westwoodi als "gering".

Diese Aussagen kann ich durch eigene Beobachtungen bestätigen: In ihrem Nest verbringen die Ameisen die meiste Zeit inaktiv (siehe 3.3.4.1). Selbst bei Beunruhigung oder bei der Flucht (siehe 3.3.4.5) bewegen sie sich nur langsam vorwärts.

Für die Ausbildung eines chemischen Alarmsystems bei S. westwoodi wurden keine Anzeichen gefunden. Auch bei anderen Formicidenarten mit kleinen Kolonien (z.B. Ponera coarctata und Myrmecina graminicola) fehlt ein derartiges Alarmsystem. In den entsprechend kleinen Nestern dieser Spezies ist es wahrscheinlich überflüssig, da eine Gefahr von allen Nestbewohnern direkt wahrgenommen werden kann (MASCHWITZ 1964).

Während der Nahrungssuche ist die Fortbewegungsweise ebenfalls langsam. Allerdings können die Tiere beim Zusammentreffen mit einer potentiellen Beute durchaus agil werden (siehe 3.3.3.3).

Wie die Zusetzversuche (siehe 3.3.4.5) zeigten, verhält sich S. westwoodi gegenüber anderen Ameisenarten außerhalb des eigentlichen Brutnestes, wie die Arten der verwandten Gattungen Aphae-

nogaster Mayr und Messor Forel (BERNARD 1968), indifferent. Die Aussagen von WASMANN (1906), STITZ (1939) und COLLINGWOOD (1979), die S. westwoodi als "friedliche" Ameisenart bezeichnen, kann ich bestätigen, allerdings mit Einschränkungen: Gegenüber in den Nestbereich eingedrungenen Formiciden anderer Spezies verhält sich S. westwoodi durchaus aggressiv, dabei wird auch der gutausgebildete Stachel gegen die Eindringlinge eingesetzt.

SMITH (1957) und WHEELER und WHEELER (1986) bezeichnen Stenamma als "ängstliche" Ameisen. Wie bei der nearktischen S. diecki (SMITH 1957) rollen sich die weiblichen Tiere von S. westwoodi bei Beunruhigung ein und stellen sich tot (DONISTHORPE 1927; STITZ 1939). Diese Verhaltensweise konnte ich auch während meiner Untersuchungen häufig beobachten. Der erwähnte Totstellreflex tritt auch bei anderen kleinen Myrmicinae, wie bei den ♀♀ der sozialparasitischen Anergates atratulus Schenck (DUMPERT 1978), bei Myrmecina Curtis (WHEELER 1910) (M. graminicola Latreille (STITZ 1939)) und bei gewissen Attini-Gattungen, wie Trachymyrmex Forel (SCHUMACHER und WHITFORD 1974; DUMPERT 1978) auf. Diese Verhaltensweise stellt in Verbindung mit der unauffälligen, dunklen Färbung sicher auch für S. westwoodi einen wirksamen Schutz vor vielen Freßfeinden dar. Im eingerollten Zustand sind die Ameisen mit ihrer grobstrukturierten Kutikula kaum von Erdpartikeln zu unterscheiden.

Gegenüber Arachniden, Chilopoden und in größerer Anzahl in den Bau eindringenden Formiciden anderer Spezies, die zwar als Einzeltiere noch abgewehrt werden können, bietet das Sichttotstellen allerdings keinen ausreichenden Schutz (vgl. 3.2.7.1, 3.2.7.2 und 3.3.4.5).

Im Versuch stellte sich S. westwoodi auch tot, wenn sie Ameisen anderer Spezies und koloniefremden Tieren der eigenen Art außerhalb der Nester begegnete. Zusätzlich dient der Totstellreflex also auch dem Vermeiden lebensgefährlicher Auseinandersetzungen mit anderen Formiciden, die für eine Ameisenspezies mit nur kleinem Territorium (vgl. 4.2.1.2) auch "unnötig" sind, solange das Nest selbst nicht betroffen ist.

Eine weitere Funktion des Totstellreflexes dürfte in der Erhaltung der für den Fortbestand der Kolonien wichtigen ♀♀ bestehen. Es ist bezeichnend, daß besonders solche Formiciden den Totstellreflex zeigen, die Völker mit verhältnismäßig wenigen Tieren bilden und bei denen die Entwicklung der Individuen und der Kolonien relativ langsam abläuft. Dies ist z.B. bei Myrmecina Curtis,

Trachymyrmex Forel und auch Stenamma der Fall (STITZ 1939; BERNARD 1968; WEBER 1972; KUTTER 1977; COLLINGWOOD 1979). Für die Individuen von S. westwoodi ermittelte ich eine Entwicklungszeit von ca. einem Jahr (siehe 3.3.5.2 und 4.4.2.3). Für Völker solcher Spezies ist der Verlust einer einzelnen ♀ sicher bedeutsamer als für Arten mit individuenreichen Kolonien und kurzer Entwicklungszeit. In diesem Zusammenhang fällt auf, daß sich die ♀♀ individuenreicherer S. westwoodi-Kolonien im Versuch aggressiver zeigten als die kleineren Völker, also eher bereit waren, "ihr Leben auf's Spiel zu setzen". S. westwoodi ist damit ein weiteres Beispiel für die von WILSON (1971) aufgestellte Regel, daß in individuenreichen Insektenkolonien zumindest ein Teil der Tiere mit Angriffen reagiert, während kleinere Völker eher ein defensives Verhalten mit Rückzug zeigen. Dies gilt z.B. auch für die Honigbiene (Apis mellifera L.). Auch bei ihr nimmt die Aggressionsbereitschaft in ♀♀-Gruppen mit steigender Individuenzahl zu (MORITZ und BURGIN 1987).

Möglicherweise ist es für stärkere Stenamma-Völker mit einer größeren Menge Brut auch energetisch günstiger, ihren Nistplatz gegen Eindringlinge zu behaupten, als für kleine, die sich mit ihren wenigen unreifen Stadien leichter zurückziehen können. Für die agileren ♂♂, bei denen der Einrollreflex nur unvollständig auftritt, stellen Weglaufen oder Wegfliegen wohl einen effektiveren Schutz dar, als das Sichttotstellen. Möglicherweise ist ein ähnlich wirkungsvoller Schutzmechanismus wie bei den weiblichen Tieren bei den ♂♂ auch nicht nötig. Der Verlust einiger ♂♂ ist, im Gegensatz zu dem von ♀♀ oder ♀♀, für die Kolonie relativ bedeutungslos, da sie am Sozialleben der Völker nur kurze Zeit teilnehmen und nichts zur Vergrößerung der Kolonie (z.B. durch Nahrungssuche, Brutaufzucht etc.) beitragen. Zudem sind männliche Tiere zu mehreren Kopulationen fähig (vgl. 3.3.5.1). Selbst nach dem Verlust eines Teils der ♂♂ durch Freßfeinde wäre die Begattung der Jung-♀♀ durch die übrigen ♂♂ noch gesichert.

Auch bei Begegnungen von S. westwoodi-♀♀ mit Individuen der gleichen Spezies eines anderen Volkes trat der Totstellreflex auf. Diesbezüglich verhält sich die Art anders als die verwandten (SCHMIDT 1974) Messor Forel und Aphaenogaster Mayr, die bei einem derartigen Zusammentreffen sehr aggressiv reagieren (BERNARD 1968). Der Abtransport artgleicher, aber fremder Tiere aus dem Nestbereich, ohne diese zu verletzen, erinnert an das Verhalten von Pogonomyrmex Mayr (HÜLLDOBLER 1976).

4.2.2.2 Verteilung der Nahrung

Die Beobachtungen an den Laborvölkern (siehe 3.3.4.3) zeigten, daß sowohl die adulten Tiere aller Kasten als auch die größeren Larven von S. westwoodi an den in den Nestkammern deponierten Beutetieren fressen. BROWN und WILSON (ohne bibliographische Angaben zitiert in SMITH 1957) beobachteten dasselbe Verhalten bei den Larven von S. diecki.

Ein derartiges selbständiges Fressen und teilweise auch Aufsuchen fester Nahrung kommt auch bei anderen Myrmicinae vor (WHEELER 1910), so auch bei der Stenamma nahestehenden Gattung Aphaenogaster Mayr: Die aufgrund ihrer Segmentation ziemlich mobilen und, wie die von Stenamma, einem primitiven Typus angehörenden (WHEELER und WHEELER 1979) Larven dieser Ameisen fressen an ganzen Beutetieren (BUSCHINGER 1973). Die ebenfalls gut beweglichen Larven der verwandten "Ernteameisen" (Messor-Arten) (BERNARD 1968) zeigen ein gleichartiges Verhalten beim Verzehr von Pflanzensamen (WHEELER 1910). Die Fütterung der Larven mit festen Nahrungsbestandteilen soll in sehr kleinen Ameisenkolonien im allgemeinen sogar die einzige Form der Larvenernährung sein (SUDD 1967): Bei der nicht näher mit Stenamma verwandten (SCHMIDT 1974) Myrmica laevinodis fressen die Larven nur in jungen, neugegründeten Kolonien selbständig, in älteren Völkern tritt diese Verhaltensweise dagegen nur noch selten auf (HÜLDOBLER 1938). Bei S. westwoodi bleibt diese Methode der Larvenfütterung, wie bei den verwandten Gattungen Aphaenogaster Mayr und Messor Forel (WHEELER 1910; BUSCHINGER 1973), dagegen auch in großen Kolonien erhalten.

Nach WILSON (1971) reflektieren auch die Ernährungsweise und die Trophallaxis (= Weitergabe flüssiger Nahrung) die phylogenetische Position einer Ameisenspezies. Die Ernährungsweise der Larven ohne Trophallaxis durch selbständiges Fressen gilt bei Formiciden als primitives Merkmal (WILSON 1971; DUMPERT 1978; WHEELER und WHEELER 1979). Es ist bei der als "lebendes Fossil" angesehenen Nothomyrmecia macrops ebenso die normale Methode der Larvenfütterung wie bei den urtümlichen Myrmeciinae, zahlreichen Ponerinae und primitiven Myrmicinae, zu denen auch Myrmica Latreille und die Stenammini zählen (HASKINS und HASKINS 1950, 1951; LE MASNE 1953; WILSON 1971; DUMPERT 1978; TAYLOR 1978), ist also als plesiomorphes Merkmal (sensu HENNIG) zu betrachten.

Die Weitergabe flüssiger Nahrung durch die ♀♀ an die Larven folgt den gleichen phylogenetischen Gesetzen wie diejenige zwischen den ♀♀ untereinander (LE MASNE 1953). Die ♀♀ der meisten Myrmicinae betreiben oralen Nahrungsaustausch, bei einigen Spezies fehlt er jedoch (WILSON 1971).

Wie meine Untersuchungen ergaben, gehört auch S. westwoodi in diese Kategorie, ist also auch in diesem Punkt eine primitive Formicidenart.

DUMPERT (1978) sieht die Ausbildung der Trophallaxis als Vorbedingung für eine Arbeitsteilung in Innen- und Außendiensttiere bei Formiciden an. Die Verteilung der im Kropf eingetragenen flüssigen Nahrung an die anderen Mitglieder der Kolonie ermöglicht, daß diese auf die eigene Nahrungssuche verzichten und sich andauernd anderen Aufgaben im Nest widmen können. Die Beobachtungen an den Laborkolonien von S. westwoodi zeigten, daß dies nicht unbedingt gilt: Bereits das Deponieren der von den Nahrungssammlerinnen (= Außendiensttiere) herbeigebrachten Beutetiere im Nest, ein verhältnismäßig einfaches Element sozialen Verhaltens, gestattet es den übrigen Angehörigen der Kolonie, im Nest zu bleiben und, bei regelmäßigem Nachschub an Nahrung, anderen Tätigkeiten, z.B. der Brutpflege, nachgehen können.

4.2.2.3 Brutpflege

In den Labornestern widmeten die ♀♀ der Brutpflege viel Zeit (siehe 3.3.4.2). Besonders die Eier und Larven werden, wie bei Formiciden üblich (SUDD 1967; BERNARD 1968; DUMPERT 1978), häufig beleckt, wahrscheinlich um Infektionen vorzubeugen.

Die verschiedenen unreifen Stadien von Formiciden benötigen unterschiedliche mikroklimatische Bedingungen: Eier und Junglarven beanspruchen niedrige Temperaturen und mäßige Feuchtigkeit, größere Larven höhere Temperaturen und mehr Feuchtigkeit, Puppen dagegen trockene Wärme. Die Brut wird demgemäß bei den meisten Ameisenarten auf unterschiedliche Nestkammern verteilt, je nach den dort herrschenden mikroklimatischen Verhältnissen (WHEELER 1910; SUDD 1967; WILSON 1971; WHEELER und WHEELER 1979).

S. westwoodi zeigte weder in den Freiland- noch in den Labornestern eine derart deutliche Aufteilung der Brut nach Größe oder Stadium (vgl. 3.3.4.2). Sowohl in den Freiland- als auch in den Labornestern vereinigte S. westwoodi nur die Eier und die sehr

kleinen Larven zu "Paketen"; die größeren Larven und Puppen wurden dagegen stets einzeln gelagert.

Temperatur- und Feuchtigkeitsmessungen ergaben, daß in den kleinen, relativ wenig gegliederten Stenamma-Nestern (siehe 3.2.2 und 4.1.3.3.) insgesamt nur geringe räumliche mikroklimatische Unterschiede herrschen (vgl. 3.2.4 und 4.1.3.4.), im Gegensatz z.B. zu den umfangreichen, vielkammerigen Bauten von Messor Forel (BERNARD 1968) und Formica Linné (WILSON 1971; VAN BOVEN 1977).

Diese Ameisen zeigen eine besonders ausgeprägte Aufteilung der Brutstadien (BERNARD 1968; WILSON 1971; VAN BOVEN 1977). Die Eigenheiten des Mikroklimas im Stenamma-Nest könnten eine Ursache der nur unvollständigen Segregation der verschiedenen Jugendstadien sein. Möglicherweise sind aber die Ansprüche der diversen unreifen Formen von S. westwoodi an das Mikroklima auch nicht so differenziert wie bei anderen Formiciden.

Im Gegensatz zu S. westwoodi praktizieren manche Ameisenspezies auch durchaus in einer einzigen Nestkammer eine deutliche Trennung der Jugendstadien (WHEELER und WHEELER 1979). Das Fehlen einer deutlichen Trennung der Brutstadien ist ein Merkmal primitiver Formiciden (WHEELER 1910). Dies ist z.B. auch bei der urtümlichen Nothomyrmecia macrops der Fall (TAYLOR 1978). Die unvollständige Trennung der Brut kann also als weiteres plesiomorphes Merkmal (siehe 3.3.4.2) von S. westwoodi angesehen werden.

Eine Verteilung der Brut ist auch notwendig, damit sie von den ♀♀ ausreichend versorgt werden kann. In Nestern mit vielen Kammern ist dies selbst dann gewährleistet, wenn die Larven zu "Paketen" vereinigt sind (SUDD 1967). S. westwoodi mit ihren ein- oder wenigkammerigen Bauten (siehe 3.2.2) erreicht durch Vereinzelung der Brutstadien innerhalb einer einzigen Nestkammer das gleiche Ergebnis: Die ♀♀ haben zu allen Larven Zugang, was die Pflege (Säubern und Füttern) erleichtert. Die Vereinzelung ist vor allem für solche Kolonien vorteilhaft, in denen, wie bei S. westwoodi (vgl. 3.2.5 und 4.1.4.2.3), die Anzahl der ♀♀ nur etwa der der Larven entspricht (SUDD 1967).

Die Vereinzelung der größeren Brutstadien dient wohl auch als Schutz vor Kannibalismus unter der Brut, dem sonst vor allem die, wie bei allen Myrmicinae, nackten und daher schutzlosen Puppen (STITZ 1939; BERNARD 1968; COLLINGWOOD 1979) ausgesetzt wären.

Bei einer Ameisenart, deren Larven, wie bei S. westwoodi, carnivor sind (siehe 3.3.4.3), ist ein solcher Schutz besonders wichtig. Sowohl zum besseren Zusammenhalt innerhalb des Ei-Larvenpaketes als auch später beim Haften an den Wänden und der Decke der Nestkammer sind den Larven Borsten (DUMPERT 1978; WHEELER und WHEELER 1979) mit ankerförmigen Enden (vgl. 3.3.4.2) behilflich. Solche Borsten dienen den Larven auch als Schutz (STITZ 1939). Bei S. westwoodi, deren carnivore Larven sehr beweglich sind, stellen diese Borsten möglicherweise einen zusätzlichen Schutz vor Kannibalismus unter benachbarten Larven dar. Einen solchen betreiben zumindest die ganz jungen Larven, die noch in den Eihäufchen liegen. Sie ernähren sich, wie auch die Junglarven anderer Ameisenarten (SUDD 1967; WILSON 1971), von benachbarten Eiern und werden erst nach Erreichen eines größeren Körpervolumens von den ♀♀ aus den Eipaketen entfernt (siehe 3.3.4.3).

4.2.3 Fortpflanzungsbiologie

4.2.3.1 Hochzeitsflug und Paarung

Verhaltensbeobachtungen an jungen S. westwoodi-Geschlechtstieren in den Kunstnestern zeigten, daß die Alaten die ersten Wochen ihres Lebens in ihren Mutterkolonien verbringen. Ihr Sozialverhalten beschränkt sich dabei hauptsächlich auf gegenseitiges Putzen (siehe 3.3.5.1).

Bei S. westwoodi ist der Aufenthalt der jungen Alaten im Mutternest auf einen Zeitraum von etwa zwei bis drei Monaten beschränkt, im Gegensatz zu den Geschlechtstieren einiger nearktischer Stenamma-Spezies, wie S. brevicorne, S. diecki und S. schmitti. Bei diesen Arten bleiben die Alaten bis zu neun Monaten in ihren Kolonien, da sie dort überwintern (WHEELER 1910; SMITH 1957; KANOWSKI 1958; TALBOT 1965) (vgl. 4.1.4.2.2).

Der Hochzeitsflug findet bei S. westwoodi, im Gegensatz zu diesen Arten, noch im Jahr der Alatenaufzucht statt und zwar relativ spät. Sie ähnelt diesbezüglich den Arten S. impar und S. occidentale (SMITH 1957). STITZ (1939), VAN BOVEN (1977) und COLLINGWOOD (1979) geben als Paarungsflugzeiten September bis Oktober, KUTTER (1977) August bis Oktober an. H. HILPERT (mündliche Mitteilung) fing Alaten über einen Zeitraum von vier Jahren (1983 bis 1986) von Mitte September bis Anfang November in Photoeklektoren. Die Flugzeiten lagen in den einzelnen Jahren etwas un-

terschiedlich und dauerten jeweils zwei bis vier Wochen. Diese Angaben zur Flugzeit kann ich durch meine Beobachtungen bestätigen.

Die voneinander abweichenden Angaben zum Hochzeitsflug der Spezies sind wohl hauptsächlich auf klimatische Faktoren zurückzuführen. Ein kühles Vorjahr kann zu einer Verspätung des Hochzeitsfluges führen (VAN BOVEN 1977). Meine Beobachtungen bestätigen diese Angabe (vgl. 3.3.5.1).

Nach STITZ (1939) findet bei Ameisenarten, die kleine Kolonien bilden, keine Schwarmbildung statt. Für S. westwoodi trifft dies zu. Zwar verlassen die meisten Geschlechtstiere während einer bestimmten Tageszeit die Bauten (siehe unten), doch geschieht dies niemals in größeren Mengen und gleichzeitig, wie bei manchen anderen Formiciden, z.B. Camponotus Mayr, Lasius Fabricius oder Formica Linné (STITZ 1939; SUDD 1967; WILSON 1971).

Das langsame Verlassen der Nester durch die Alaten (durchschnittlich nur 1,25 Tiere pro Minute) erinnert an die Verhältnisse bei Myrmica fracticornis und (Servi-)formica fusca, bei denen durchschnittlich drei Tiere pro Minute die Kolonie verlassen (SUDD 1967). Auch die Kopulationen erfolgen nicht in Massensammlungen, sondern stets einzeln.

Der Hochzeitsflug von S. westwoodi findet bei Einbruch der Dämmerung oder nachts statt. Hierin gleicht sie den narktischen Stenamma-Arten (SMITH 1957; KANNOVSKI 1958), wie z.B. S. brevicorne; geflügelte ♂♂ dieser Art wurden an Lichtfallen, ♀♀ während der Dämmerung gefangen.

Die im Vergleich zu den ♀♀ großen Augen der Geschlechtstiere dienen wahrscheinlich zur Orientierung während des nächtlichen Paarungsfluges.

Da sich die Alaten von S. westwoodi nach dem Verlassen der Mutternester rasch über das Gelände verteilen, dürften beim Zusammenfinden der Geschlechter auch Pheromone eine wichtige Rolle spielen. Typische Verhaltensweisen, die andere Formicidenarten beim Verteilen von Lockstoffen zeigen (beispielsweise das "Locksterzeln" bei Harpagoxenus sublaevis, BUSCHINGER 1974a), konnten bei S. westwoodi allerdings nicht beobachtet werden.

Wahrscheinlich werden die Geschlechtstiere durch die abnehmende Lichtintensität zum Verlassen ihrer Kolonien gebracht (siehe 3.3.5.1).

Die Kopulation von S. westwoodi findet am Boden statt. Dieses

Verhalten hat sie mit vielen Formicidenarten gemeinsam, deren ♀♀ und ♂♂ etwa gleich groß sind (SUDD 1967). Nach der Paarung verhalten sich die S. westwoodi-♀♀ ähnlich wie die von Pheidole sitarches: Wie diese (WILSON 1957, 1971) werfen sie kurz nach der Begattung ihre Flügel ab und verstecken sich, sodaß nur eine Kopulation stattfinden kann. Das Verhalten der S. westwoodi-♂♂ während der Paarungszeit (siehe 3.3.5.1) erinnert an das der männlichen Geschlechtstiere von Myrmica ruginodis. Bei dieser Art halten sich die ♂♂ mehrere Tage lang in Verstecken in der Nähe der Paarungsplätze auf, um bei günstiger Witterung an weiteren Hochzeitsflügen teilzunehmen (SUDD 1967).

Während des Hochzeitsfluges fliegen die jungen S. westwoodi-♀♀ nur über eine kurze Distanz oder gar nicht. Der Paarungsflug dürfte daher bei S. westwoodi nur wenig zur Artverbreitung beitragen, anders als bei Pseudomyrmex elongatus oder Solenopsis saevissima, deren weibliche Geschlechtstiere auch nach der Kopulation große Strecken, aktiv fliegend, zurücklegen (WILSON und BROWN 1958; SIMBEROFF und WILSON 1969). Da die Ausbreitung einer Formicidenspezies stark von derjenigen Entfernung vom Mutternest abhängt, die die jungen, begatteten ♀♀ vor Gründung einer neuen Kolonie zurücklegen, ist das Ausbreitungsvermögen von S. westwoodi ziemlich gering, zumal die ♀♀ auch "zu Fuß" nur verhältnismäßig kurze Strecken zurücklegen: Die größte Entfernung einer Gründungskolonie vom Mutternest betrug nur ca. 18m.

Eine Verfrachtung der geflügelten Geschlechtstiere durch den Wind spielt für S. westwoodi, im Gegensatz zu anderen Ameisenarten, die in offenem Gelände vorkommen (SUDD 1967), sicher kaum eine Rolle, da das von ihr bewohnte Habitat durch seinen dichten Pflanzenwuchs weitgehend windgeschützt ist.

Das geringe Ausbreitungsvermögen der jungen weiblichen Geschlechtstiere könnte neben der Stenökie der Art (vgl. 4.1.3.4.2) einen weiteren Grund für das zerstreute Vorkommen (vgl. 1.1 und 4.1.1.2) von S. westwoodi darstellen: Hier wird auch die Gefährdung der Spezies sichtbar: Veränderungen ihrer Lebensbedingungen (siehe 3.2.7.1 und 4.1.6) kann diese Ameisenart durch Abwanderung und Erschließung neuer Lebensräume nur in beschränktem Umfang begegnen.

Die wichtigste Funktion des Hochzeitsfluges ist sicher auch bei S. westwoodi die Ermöglichung der Kopulation von Partnern aus

verschiedenen Nestern (STITZ 1939; SUDD 1967; DUMPERT 1978).

4.2.3.2 Koloniegründung

Die neugegründeten Kolonien von S. westwoodi sind, wie die von anderen Formicidenarten (BERNARD 1968; DUMPERT 1978), sehr anfällig gegenüber Störungen, tierischen Feinden und möglicherweise auch ungünstigen mikroklimatischen Einflüssen (vgl. 3.3.5.2).

Geeignete Nistplätze sind ein limitierender Faktor für eine erfolgreiche Koloniegründung (BRIAN 1952; BERNARD 1968; WILSON 1971; DUMPERT 1978). Dies gilt mit Sicherheit auch für S. westwoodi, die, wie ich feststellen konnte, im Untersuchungsgebiet offensichtlich auf Deckobjekte mit spezieller Lage im Boden angewiesen ist oder diese zumindest bevorzugt (vgl. 3.2.1, 3.2.2 und 4.1.3.1). Zahlreiche Stenamma-♀♀ fallen selbst nach dem Auffinden eines geeigneten Nistplatzes noch Feinden zum Opfer. Überwinternde, koloniegründende ♀♀ von S. westwoodi fand ich in der gleichen Kammer, in der auch die Aufzucht der ersten Larven erfolgte. Hierin unterscheiden sich die S. westwoodi-♀♀ von denen anderer Formiciden kühlerer Regionen, wie z.B. Myrmica Latreille, Lasius Fabricius und Formica Linné; diese verbringen die kalte Jahreszeit in einer speziellen, tiefer gelegenen Überwinterungskammer (BERNARD 1968).

Anhand der in den Kunstnestern gehaltenen Tiere stellte ich fest, daß die ♀♀ ihre Kolonien selbständig und alleine, also haplometrotisch (WILSON 1971; DUMPERT 1978) gründen und die ersten ♀♀ bis zum Adultstadium aufziehen (siehe 3.3.5.2). Diesbezügliche Vermutungen von SMITH (1957) und BUSCHINGER (1975) kann ich bestätigen. Wahrscheinlich kommt aber daneben auch bisweilen Koloniegründung durch Pleometrose (vgl. 4.1.4.2.1) vor.

BUSCHINGER (1975) vermutet aufgrund des geringen Größenunterschiedes von ♀♀ und ♂♂, daß die ♀♀ während der Koloniegründungsphase auf Nahrungssuche gehen. Ein derartiger geringer Unterschied in der Körpergröße von ♀♀ und ♂♂ ist bei Formiciden ein primitives Merkmal, das mit geringen Nahrungsreserven bei den ♀♀ einhergeht. Bei solchen ♀♀ sind Fettkörper und Flugmuskulatur nur schwach entwickelt. Beide Organe dienen den koloniegründenden Jung-♀♀ aber als Nahrungsreservoir und zur Produktion

der Eier, indem sie in Fette und Proteine umgewandelt werden. ♀♀ mit wenigen Reservestoffen können deshalb ihre Brut nicht isoliert aufziehen, sondern müssen ihre Gründungskammern zeitweise verlassen, um Nahrung für sich und ihre heranwachsenden Larven zu suchen (DUMPERT 1978; BRIAN 1979). Ein derartiges Verhalten konnte ich bei den in Labornestern gehaltenen ♀♀ auch regelmäßig beobachten.

In den Barberfallen wurden im Frühjahr und Frühsommer mehrere vorjährige ♀♀ gefangen (siehe 3.3.1). Sie glichen bezüglich der Reduktion ihrer Flugmuskulatur und der Entwicklung ihrer Ovarien den von BUSCHINGER (1975) beschriebenen. Die Fänge zeigen, daß die ♀♀ auch im Freien regelmäßig die Nester verlassen, sicher um auf Nahrungssuche zu gehen.

S. westwoodi-♀♀ besitzen einen zusätzlichen "Kropf" im Thorax, der nach dem Abbau des Fettkörpers entsteht. Mit seiner Hilfe sollen die Tiere flüssige Nahrung für zwei Tage speichern können (PETERSEN BRAUN und BUSCHINGER 1975; BROWN 1979).

S. westwoodi gründet ihre Kolonien, gemäß der Definition von WILSON (1971), nach dem "partiell-claustralen" Modus. Diese Form der Nestgründung findet sich bei den urtümlichen Myrmeciinae und bei zahlreichen Arten der ebenfalls als primitiv angesehenen Ponerinae (HÜLLDOBLER 1938; SUDD 1967; WILSON 1971; DUMPERT 1978; TAYLOR 1978). Auch bei manchen Myrmicinae, z.B. primitiven Myrmica-Spezies, ist er anzutreffen (HÜLLDOBLER 1938; WILSON 1971; BUSCHINGER 1975). Der "partiell-claustrale" Koloniegründungsmodus ist bei Ameisen eine primitive Form der unabhängigen Nestgründung (HÜLLDOBLER 1938). WILSON (1971) sieht ihn als Erbe der tiphoiden Vorfahren der Formiciden an. Die Stenamma nahestehende und ebenfalls als "niedere" Myrmicinengattung angesehene Messor Forel gründet ihre Kolonien dagegen nach dem "claustralen" Modus der meisten "höheren" Ameisen, d.h. die ♀♀ verlassen die Gründungskammer nicht, sondern ernähren sich und ihre erste Brut ausschließlich von den Nahrungsreserven ihres Fettkörpers und ihrer Flugmuskeln. Stenamma nimmt also bezüglich ihres Koloniegründungsmodus einen primitiven Status innerhalb der Stenammini ein.

BUSCHINGER (1972) deutet den Fang eines Stenamma-♀ im Mai dahingehend, daß die Jungköniginnen das Nest im Frühjahr bevorzugt verlassen, um den zu dieser Zeit hohen Nahrungsbedarf ihrer Über-

winterten Larven zu decken. Meine Beobachtungen an Freiland- und Labornestern zeigten jedoch, daß die koloniegründenden ♀♀ Eier erst nach der Überwinterung und nach vorheriger Nahrungsaufnahme legen (siehe 3.4.5.2). Die Gründungskolonien enthalten also noch keine überwinterten Larven. Wahrscheinlich ist der relativ spät im Jahr stattfindende Hochzeitsflug von S. westwoodi der Grund für die auf den Frühling verlegte Eiablage. Die Fähigkeit, selbständig Nahrung zu suchen, geht auch bei älteren, bereits eierlegenden ♀♀ nicht ganz verloren (siehe 3.3.4.3). Sie erinnern diesbezüglich an die ♀♀ von Myrmica laevinodis (HÜLLDOBLER 1938).

4.2.3.3 Kolonieentwicklung

Die Kolonieentwicklung bei S. westwoodi verläuft in den ersten Jahren sehr langsam.

Im Labornest nahm eine Gründungskolonie von S. westwoodi innerhalb eines Jahres auf höchstens zwölf adulte Tiere zu. Im Freien läuft das Kolonienwachstum wahrscheinlich noch langsamer ab: Hier erreichten sehr junge Völker einen Zuwachs von nur vier bis fünf ♀♀ innerhalb eines Jahres (siehe 3.2.5, Tabelle 1a-d und 3.3.5.2). Diese "juvenile Phase" dürfte, wie bei Myrmica ruginodis, mindestens drei Jahre dauern. Bei dieser Art wächst die Kolonie innerhalb von sieben Jahren auf nur etwa 300 ♀♀ an (WILSON 1971). Über die zeitliche Dauer dieser "Adoleszenz-Phase" bei S. westwoodi bis zum Erreichen der "Reife-Phase" (WILSON 1971), während der die Kolonien regelmäßig Geschlechtstiere produzieren, kann keine genaue Angabe gemacht werden. In den Labornestern betrug die Zunahme an ♀♀ in den ersten zwei Jahren im Mittel nur 9,7 Tiere. Im Freien kommt als hemmender Faktor sicher zusätzlich der ständige Verlust von ♀♀ durch Freßfeinde (siehe 3.2.9.2) hinzu.

Zur genauen Klärung dieses Sachverhaltes wäre eine Langzeituntersuchung über mindestens acht bis zehn Jahre nötig. Wahrscheinlich nehmen beide Phasen sehr viel Zeit in Anspruch. Darauf deutet auch das hohe Lebensalter (16 bis 18 Jahre) hin, das S. westwoodi-♀♀ - zumindest in Gefangenschaft - erreichen können (DONISTHORPE 1927). Da die potentielle Lebensdauer einer Kolonie der ihrer Königin entspricht (WILSON 1971), müßten S. westwoodi-Völker also ebenfalls ein beträchtliches Alter er-

reichen können. Auch die ♀♀ und damit die Kolonien anderer kleiner Spezies, wie z.B. Leptothorax nylanderi und Lasius niger, erreichen in Gefangenschaft ein Alter von ca. 15 Jahren (STITZ 1939). Ob die ♀♀ allerdings auch im Freien eine derart lange Lebensdauer haben, ist bisher nicht geklärt. Große Völker mit mehr als 100 adulten ♀♀ haben sicher ein beträchtliches Alter. In der "Reife-Phase" begrenzt, außer der Eialagekapazität der Königin, die Abwanderung der jungen Geschlechtstiere das weitere Kolonienwachstum. Bei S. westwoodi dürfte diese Grenze bei etwa 130 adulten Tieren (siehe 3.2.5) liegen.

5. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurden Ökologie und Verhalten von Stenamma westwoodi Westwood 1840 (Formicidae, Hymenoptera) untersucht. Dabei wurden besonders die Habitatbedingungen (Mikroklima und Nestkonstruktion), Populationsstruktur der Kolonien und Lebensweise (Ernährung, Sozialverhalten, intra- und interspezifisches Verhalten sowie Fortpflanzungsbiologie) berücksichtigt.

S. westwoodi zeigte sich aufgrund ihrer mikroklimatischen Präferenzen als ausgesprochen stenöke Ameisenspezies. Sie ist nicht fähig, das Mikroklima in ihren kleinen, primitiven Erd-Nestern aktiv zu beeinflussen. Ihre für Formiciden ungewöhnliche Adaption an konstant niedere Temperaturen bei gleichzeitig hohen Feuchtigkeitswerten befähigt diese Ameisenart jedoch, Habitate als Lebensraum zu nutzen, die andere Formiciden nicht besiedeln können. Dies sind beispielsweise die sehr lichtarmen, kühlen und feuchten zentralen Bereiche von dichten Gebüschern, Primär- oder Auwälder.

Eine optimale Nutzung der ihr zusagenden, jedoch oft nur in begrenztem Maße und inselartig zur Verfügung stehenden Nistorte durch mehrere Kolonien erreicht S. westwoodi durch spezielle Verhaltensweisen, wie eine nur schwach ausgeprägte Territorialität und geringe intraspezifische Aggression. Die dreidimensionale Nutzung der flächenmäßig nur kleinen Jagdreviere vervielfacht den für den Nahrungserwerb zur Verfügung stehenden Raum und ermöglicht eine optimale Nutzung der vorhandenen Nahrungsressourcen in unmittelbarer Nestumgebung.

Bei Veränderungen der Habitatbedingungen erwies sich S. westwoodi gegenüber anderen Formicidenarten als äußerst konkurrenzwach. Verantwortlich dafür sind neben ihren spezifischen Anforderungen an die mikroklimatischen Bedingungen ihr geringes Ausbreitungs- und Ausweichvermögen.

Aufgrund ihrer Stenökie eignet sich S. westwoodi gut als Bioindikator. Das Vorhandensein dieser Ameisenart weist auf weitgehend intakte Biotopverhältnisse hin. Schon durch geringfügige Veränderungen der Habitatbedingungen werden ihre Kolonien reduziert oder vernichtet.

Die Kolonien von S. westwoodi sind klein: Im Untersuchungsge-

biet bestanden sie im Mittel aus nur etwa 50 adulten Tieren und 85 unreifen Stadien. Auch während der Anwesenheit junger Geschlechtstiere in den Nestern, sind die Völker, im Vergleich zu anderen Ameisenspezies, individuenarm. Die Kolonien besitzen in der Regel nur eine eierlegende Königin (= Monogynie), aber auch mehrere eierlegende ♀♀ nebeneinander kommen vor (=regelmäßige Monogynie oder fakultative Polygynie).

In ihrem Verhalten weist S. westwoodi mehrere, innerhalb der Formiciden als Plesiomorphien zu betrachtende Merkmale auf. Die hervorstechenden sind ihre ausschließlich terricole Lebensweise, ihre Jagdmethode unter Einsatz des Stachels, ihre vorwiegend carnivore Ernährungsweise und ein nur wenig entwickeltes Sozialverhalten. Es fehlen sowohl ein "Teamwork" bei der Nahrungsbeschaffung und Nestverteidigung als auch Trophallaxis zwischen Adulten oder zwischen Adulten und Larven. Urtümlich sind die Fütterungsweise der Larven mit ganzen Beutetieren und die kaum ausgeprägte Gruppierung der Brutstadien nach Größe und Entwicklungsstadien. Die Koloniegründung erfolgt nach dem "partiell claustralen" Modus; dabei verläßt das junge ♀ regelmäßig die Nestkammern, um für sich und seine Brut Nahrung zu suchen. Auch dies ist bei Formiciden ein primitives Merkmal. Die taxonomische Zuordnung der Gattung zu den "niederen Myrmicinae", aufgrund von Morphologie und Anatomie, wird durch die Verhaltensbeobachtungen an S. westwoodi zusätzlich bestätigt.

6. L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

- ANDRÉ, E. (1881): Les Fourmis, in: Species des Hymenoptères d'Europe et d'Algérie, 2: 270-272, 310-313
- ARNOLDI, K.W. (1928): Studien über die Systematik der Ameisen: 2. Stenamma Westw.. Zoologischer Anzeiger 75 (7/10): 199-215
- ARNOLDI, K.W. (1975): Revision der Stenamma-Arten (Hymenoptera, Formicidae) aus der UDSSR. Zoologitscheskij Zhurnal 54 (12): 1819-1829
- BACHMEIER, F. et al. (1983): Hautflügler in: Rote Liste bedrohter Tiere in Bayern (Wirbeltiere, Insekten, Weichtiere), Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen, Hrsg.
- BARONI URBANI, C. (1968/69): Studi sulla Mirmecofauna d'Italia 4: La Fauna Mirmecologica delle Isole Maltesi ed il suo significato ecologico e biografico. Annali de Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria" 77: 408-559
- BARONI URBANI, C. (1971): Catalogo delle specie di Formicidae d'Italia. Memorie della Società Entomologica Italiana 50: 5-40
- BERNARD, F. (1968): Les Fourmis (Hymenoptera, Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale; Faune de l'Europe et du bassin méditerranéen, 3 (Masson et Cie, Hrsg.); Paris
- BOER, D. DE (1983): De invertebratenfauna van de Zuidlimburgse Kalkgraslanden: Mieren (Hymenoptera: Formicidae) 1. Natuurhistorisch Maandblad 72 (1): 5-12
- BOVEN, J.K.A. VAN (1977): The ant Fauna of Belgium (Hymenoptera: Formicidae). Acta zoologica et pathologica antwerpiensa 67
- BOVEN, J.K.A. VAN (1986): De Mierenfauna van de Benelux (Hymenoptera: Formicidae). Wetenschappelijke Mededeling van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging 173: 1-50
- BRIAN, M.V. (1952): Interaction between ant colonies at an artificial nest site. Entomologist's Monthly Magazine 88: 84-88
- BRIAN, M.V. (1955): Food collection by a Scottish ant community. Journal of Animal Ecology 24 (2): 336-351
- BRIAN, M.V. (1974): Kastendetermination bei Myrmica rubra L., in: Sozialpolymorphismus bei Insekten, Probleme der Kastenbildung im Tierreich (SCHMIDT, G.H., Hrsg.). Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft MBH, Stuttgart: 565-589
- BRIAN, M.V. (1979): Caste Differentiation and Division of Labour, in: Social Insects 1 (HERMANN, H.R., Hrsg.). Academic Press, New York, San Francisco, London: 121-222
- BROWN, W.L. jr. (1954): Remarks of the internal Phylogeny and Subfamily Classification of the Family Formicidae. Insectes Sociaux 1 (1): 21-22

- BUSCHINGER, A. (1970): Zur Frage der Monogynie oder Polygynie bei Myrmecina graminicola (Latr.) (Hym., Form.). Insectes Sociaux 17 (3): 177-182
- BUSCHINGER, A. (1973): Transport und Ansetzen von Larven an Beutestücke bei der Ameise Aphaenogaster subterranea (Latr.), (Hym., Formicidae). Zoologischer Anzeiger 190 (1/2): 63-66
- BUSCHINGER, A. (1974a): Experimente und Beobachtungen zur Gründung und Entwicklung neuer Sozietäten der sklavenhaltenden Ameise Harpagoxenus sublaevis (Nyl.). Insectes Sociaux 21 (4): 381-406
- BUSCHINGER A. (1974b): Polymorphismus und Kastendetermination im Ameisentribus Leptothoracini, in: Sozialpolymorphismus bei Insekten, Probleme der Kastenbildung im Tierreich (Schmidt, G.H., Hrsg.). Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft MBH, Stuttgart: 604-623
- BUSCHINGER, A. (1975): Die Ameisenfauna des Bausenberges, der nordöstlichen Eifel und Voreifel (Hym., Formicidae) mit einer quantitativen Auswertung von Fallenfängen. Beiträge Landespflege Rheinland Pfalz, Beiheft 4
- BUSCHINGER, A. (1979): Zur Ameisenfauna von Südhessen unter besonderer Berücksichtigung von geschützten und schutzwürdigen Gebieten, Bericht N.F. 3. Naturwissenschaftlicher Verein Darmstadt e.V., Darmstadt
- BUSCHINGER A., FRANZ G. und WUNDERLICH M. (1975): Untersuchungen zur Geschlechtstierproduktion der dulotischen Ameise Harpagoxenus sublaevis (Nyl.), (Hym., Formicidae). Insectes Sociaux 22 (2): 169-181
- COLLINGWOOD, C.A. (1974): A revised list of Norwegian ants (Hymenoptera, Formicidae). Norsk Entomologisk Tidsskrift 21 (1): 31-35
- COLLINGWOOD, C.A. (1979): The Formicidae of Fennoscandia and Denmark; Fauna Entomologica Scandinavica 8 (Entomological Scandinavian Science Press, Hrsg.), Klampenborg
- CREIGHTON, W.S. (1950): The Ants of North America. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard 104: 133-138
- DIETZ, T. (1976): Bodenkunde, in: Pflanzliche Erzeugung, 1A Grundlagen (Dörfler, J., Hrsg.). BLV Verlagsgesellschaft, München
- DONISTHORPE, H.S.J.K. (1927): British ants, their life, history and classification (2. Auflage). George Routledge and Sons Ltd, London: 152-161
- DUMPERT, K. (1978): Das Sozialleben der Ameisen. Verlag Paul Parey, Berlin Hamburg
- EISENBEIS, G. und WICHARD, W. (1985): Atlas zur Biologie der Bodenarthropoden, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York
- EMERY, C. (1891) Le Formiche dell'Ambra Siciliana nel Museo Mineralogico delle Università di Bologna 5 (1): 1-26

- EMERY, C. (1897): Descriptions de deux Fourmis (Hymén.). Annales de la Société Entomologique de France 66 (1): 12-13
- EMERY, C. (1908): Beiträge zur Morphologie der Formiciden des palaearktischen Faunengebietes (Hym.), 3: Die mit Aphaenogaster verwandte Gattungsgruppe. Deutsche Entomologische Zeitschrift 52: 305-309
- EMERY, C. (1916): Fauna entomologica italiana: 1. Formicidae. Bullettino della Società Entomologica Italiana 46: 79-275
- ESCHERICH, K. (1903): Über die Biologie der Ameisen. Zoologisches Centralblatt 10: 209-244
- ESCHERICH, K. (1906): Über die Biologie der Ameisen, 2. Teil. Zoologisches Centralblatt 13 (13/14): 406-440
- FRANCOEUR, A. (1966): Le genre "Stenamma" Westwood au Québec (Hymenoptera, Formicidae). Annales de la Société Entomologique du Québec 2 (2): 116-119
- FORSSLUND, K.H. (1957): Catalogus Insectorum Suecia 15, Hymenoptera: Fam. Formicidae. Opuscula Entomologica 22: 70-78
- GÜSSWALD, K. (1932): Ökologische Studien über die Ameisenfauna des Mittleren Maingebietes. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Abt. A. 142 (1/2): 1-156
- GÜSSWALD, K. (1985): Organisation und Leben der Ameisen. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart
- GRÜNWALD, W. (1979): Die postglaziale Besiedelung Mitteleuropas durch die Bienengattung Andrena F. (Hymenoptera, Apoidea). Internationales Symposium über Entomofaunistik in Mitteleuropa: Verhandlungen Leningrad, 19-24. September 1977
- HASKINS, C.P. und HASKINS, E.F. (1950): Notes on the biology and social behaviour of the archaic ponerine ants of the genera Myrmecia und Promyrmecia. Annals of the Entomological Society of America, 43 (4): 461-491
- HEADLY, A.E. (1952): Colonies of ants in a locust woods. Annals of the Entomological Society of America 45 (4): 435-442
- HIRSCHBOLD, B. und LEIDERER, H. (1972): Harms Münchner Atlas. List Verlag, München
- HÖLDOBLER, B. (1976): Recruit behaviour, home range orientation and territoriality in Harvester Ants Pogonomyrmex. Behaviour Ecology and Sociobiology 1: 3-44
- HÖLDOBLER, K. (1938): Weitere Beiträge zur Koloniegründung der Ameisen. Zoologischer Anzeiger 121: 66-72
- HÖLZEL, E. (1966): Hymenoptera Heterogyna: Formicidae, Catalogus Faunae Austriae 76p. (Österreichische Akademie der Wissenschaften, Hrsg.), Wien: 1-12
- JAHS, H.M. (1980) Farne - Moose - Flechten Mittel-, Nord- und Westeuropas. BLV Verlagsgesellschaft, München, Wien, Zürich

- JEANNEL, R. (1979): Atlas d'Entomologes, 2: Paléontologie et Peuplement de la Terre (2. Aufl.). Société Nouvelle des Éditions Boubée & Cie, Paris
- KANNOWSKI, P.B. (1958): Swarming of the ant Stenamma brevicorne (Mayr). Entomological News 69: 231-233
- KARAFIAT, H. (1970): Die Tiergemeinschaften in den oberen Bodenschichten schutzwürdiger Pflanzengesellschaften des Darmstädter Flugsandgebietes. Schriftenreihe des Institutes für Naturschutz Darmstadt 9 (4): 1-128
- KARAWAIEW, W. (1931): Formicidae Ukrainae. Travaux de l'Institut Zoologique et Biologique de l'Académie des Sciences Ukraine 1: 1-164
- KUTTER, H. (1971): Taxonomische Studien an Schweizer Ameisen (Hymenoptera, Formicidae): 1. Gattung Stenamma. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 43 (3/4): 258-264
- KUTTER, H. (1977): Hymenoptera: Formicidae; Insecta Helvetica 6 und 6a (Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Hrsg.), Zürich
- KVAMME, T. und BAKKE, A. (1977): Stenamma westwoodi Westwood (Hym., Formicidae) new to Norway. Norwegian Journal of Entomology 24 (2): 178-179
- LE MASNE, G. (1953): Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. Annales des Sciences Naturelles 11, 15 (1): 1-56
- LETENDRE, M. und PILON, J. G. (1973): Observations sur l'activité des fourmis dans les peuplements forestiers des basses Laurentides, Québec (Hymenoptera: Formicidae). Annales de la Société Entomologique du Québec 18 (2): 93-102
- MABELIS, A.A. (1983) De invertebratenfauna van de Zuidlimburgse kalkgraslanden: Mieren (Hymenoptera: Formicidae). - Natuurhistorisch Maandblad 72 (2): 33-37
- MASCHWITZ, U.W. (1964): Alarm substances and alarm behaviour in Social Hymenoptera. Nature 204: 324-327
- MORITZ, R.F.A. und BÜRGIN, H. (1987): Group Response to Alarm Pheromones in Social Wasps and the Honeybee. Ethology 76 (1): 15-26
- MÜLLER, H.J. (1985): Bestimmung wirbelloser Tiere im Gelände. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- OVERDORFER, E. (1962): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart
- PELT, A.F. VAN (1983): Ants of the Chisos Mountains, Texas (Hymenoptera: Formicidae). The Southwestern Naturalist 28 (2): 137-142
- PETERSEN BROWN, M. und BUSCHINGER, A. (1975): Entstehung und Funktion eines thorakalen Kropfes bei Formicidenköniginnen. Insectes Sociaux 22 (1): 51-66
- PHILLIPS, E.F. (1921) Nest of the ant Stenamma westwoodi, discovered in Ireland. Irish Naturalist 30: 125

- PISARSKI, B. (1975): Mrowki Formicoidea, Katalog Fauny Polski 23 (Pansturowe Wydawnictwo Naukowe, Hrsg.), Warszawa
- RAUH, W. und SENGHAS, K. (1968): Schmeil Fitschen, Flora von Deutschland und seinen angrenzenden Gebieten (83. Auflage). Quelle & Meyer, Heidelberg
- RUZSKIJ, M. (1905): Formicarii Imperii Rossici. Arbeiten der Naturforschenden Gesellschaft der Kaiserlichen Universität Kasan 38: 4-6
- SCHEMBRI, S.P. und COLLINGWOOD, C.A. (1983): A revision of the Myrmecofauna of the Maltese Islands (Hymenoptera, Formicidae). Annali de Museo Civico die Storia Naturale "Giacomo Doria" 83: 417-442
- SCHMIDT, G.H. (1974): Polymorphismus, Arbeitsteilung, Kastenbildung, 3. Formiciden in: Sozialpolymorphismus bei Insekten (Schmidt, G.H., Hrsg.). Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft m.b.H., Stuttgart: 1-49
- SCHUMACHER, A. und WHITFORD, W.G. (1974): The foraging of two species of Chihuahuan Desert Ants: Formica perpilosa and Trachymyrmex smithi neomexicanus (Hymenoptera, Formicidae). Insectes Sociaux 31 (3): 317-330
- SCHOLL, G. (1986): NSG Pfaffenberg 60039, Zoologische Ergänzungsdaten zum Pflege- und Entwicklungsplan (unveröffentlicht)
- SIMBEROFF, D.S. und WILSON, E.O. (1969): Experimental zoogeography of islands: The colonization of empty islands. Ecology 50 (2): 278-296
- SNELLING, R.R. (1973): Studies on California ants - 7. The Genus Stenamma (Hymenoptera: Formicidae). Los Angeles County Museum of Natural History, Contributions in Science 245: 1-38
- SNELLING, R.R. (1981): Systematics of Social Hymenoptera, in: Social Insects Vol. 2: (hermann, H.R., Hrsg.). Academic Press, New York, San Francisco, London: 369-453
- SOUDEK, S. (1922a): Príspevek ku Poznání Mravencu Moravy 1. Zúlastní Otisk Z Casopisu Moravského Musea Zemského, Brne
- SOUDEK, S. (1922b): Mravenci. Tiskem Aloise Konicka na Kral. Vinohradech, Korunní trída cislo 6, Brne
- STITZ H. (1939): Hautflügler oder Hymenoptera 1: Ameisen oder Formicidae. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile 37. Teil (Dahl, F., Hrsg.) Verlag Gustav Fischer, Jena
- STRESEMANN, E. (1984-1986): Exkursionsfauna für die Gebiete der DDR und der BRD. Band 2/2 Wirbellose: Insekten, 2. Teil (4. Auflage, 1984). Band 2/1 Wirbellose: Insekten, 1. Teil (7. Auflage, 1986). Wirbellose 1 (7. Auflage). Volk und Wissen Volkseigener Verlag Berlin
- SUDD, J.H. (1967): An introduction to the behaviour of Ants. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London

- TABER, S.W., COKENDOLPHER, J.C., FRANCKE, D.F. (1987): Scanning Electron Microscopic Study of North American Pogonomyrmex (Hymenoptera: Formicidae)
- TALBOT, M.T. (1957): Populations of Ants in a Missouri woodland. Insectes Sociaux 4 (4): 375-384
- TALBOT, M.T. (1965): Populations of Ants in a low field. Insectes Sociaux 12 (1): 19-48
- TALBOT, M.T. (1975): Habitats and populations of the Ant Stenamma diecki Emery in Southern Michigan. The Great Lakes Entomologist 8: 241-244
- TAYLOR, R.W. (1978): Nothomyrmecia macrops: A living fossil Ant rediscovered. Science 201: 979-985
- TAYLOR, R.W. und BEATON, C.D. (1970): Insect Systematics and the Scanning Electron Microscope. Search 1 (6): 347-348
- TISCHLER, W. (1977): Paul Brohmer, Fauna von Deutschland (13. Auflage). Quelle & Meyer, Heidelberg
- WALOFF, N. (1957): The effect of the number of queens of the ant Lasius flavus (Fab.) (Hym., Formicidae) on their survival and on the rate of development of the first brood. Insectes Sociaux 4 (4): 391-408
- WANACH, B. (1915): Stenamma westwoodi Westw. bei Potsdam. Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie 11: 39
- WASMANN, E. (1905): Zur Lebensweise einiger in- und ausländischer Ameisengäste (148. Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilen und Termitophilen). Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie 1 (10): 425-428
- WEBER, N.A. (1972): Gardening Ants, the Attines. The American Philosophical Society, Philadelphia
- WEIR, J.S. (1959): Egg masses and early larval growth in Myrmica. Insectes Sociaux 6 (2): 187-201
- WELLENSTEIN, G. (1952): Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise (Formica rufa L.). Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten 59: 430-451
- WESTWOOD, J.O. (1840): An introduction to the modern classification of insects 2, London: 226
- WEYMAR, H. (1962): Buch der Moose (2. Auflage). Neumann Verlag, Radebeul und Berlin
- WHEELER, G.C. und WHEELER, J.N. (1978): Mountain Ants of Nevada. The Great Basin Naturalist 38 (4): 379-396
- WHEELER, G.C. und WHEELER, J.N. (1979): Larvae of the Social Hymenoptera in: Social Insects Vol 1. (Hermann, H.R., Hrsg.) Academic Press, New York, San Francisco, London: 288-338
- WHEELER, G.C. und WHEELER, J.N. (1986): The Ants of Nevada. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles. Allen Press Inc., Lawrence, Kansas
- WILSON, E.O. (1957): The organization of a nuptial flight of the Ant Pheidole sitarches Wheeler. Psyche 64 (2): 46-50

- WILSON, E.O. (1966): Behaviour of Social Insects: Symposium of the Royal Entomological Society of London 3: 81-96
- WILSON, E.O. (1971): The Insect Societies. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts
- WILSON, E.O. und BROWN, W.L. (1958): Recent changes in the introduced population of the fire ant Solenopsis saevissima (Fr. Smith). Evolution 12 (2): 211-218
- YASUMATSU, K. und MURIKAMI, Y. (1960): A revision of the genus Stenamma of Japan (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). Esakia 1: 27-31

7. A N H A N G

7.1 P f l a n z e n s o z i o l o g i e

"I s a r i n s e l O b e r f ö h r i n g"

Im Folgenden sind die vorherrschenden Pflanzenarten (1987) im Untersuchungsgebiet "Isarinsel Oberföhring" aufgelistet. Besondere Berücksichtigung findet dabei die Vegetation der "Hartholz-Aue".

a) Quellbereiche

B.:

Schwarzerle (Alnus glutinosa (L.))

Str.:

Bruchweide (Salix fragilis L.)

Salix viminalis L.

Kr.:

Blutweiderich (Lythrum salicaria L.)

Gemeiner Gilbweiderich (Lysimachia vulgaris L.)

Wasserrminze (Mentha aquatica L.)

Schnabelsegge (Carex rostrata Stok.)

b) "Weichholz-Aue"

B.:

Silberweide (Salix alba L.)

Schwarzpappel (Populus nigra L.)

Str.:

Hopfen (Humulus lupulus L.)

Kr.:

Zottiges Weidenröschen (Epilobium hirsutum L.)

Kleinblütiges Weidenröschen (Epilobium parviflorum Schrob.)

Bittersüßer Nachtschatten (Solanum dulcamara L.)

Gewöhnliche Zaunwinde (Calystegia sepium (L.))

Echtes Mädesüß (Filipendula ulmaria (L.))

Bärenklau (Heracleum sphondylium L.)

c) "Hartholz-Aue" (Ulmeto-Alnion)

B.:

Gemeine Esche (Fraxinus excelsior (L.))

Hainbuche (Carpinus betulus L.)

Flatterulme (Ulmus laevis Pall.)

- Traubenkirsche (Prunus padus L.)
 Schwarzpappel (Populus nigra L.)
 Bergahorn (Acer pseudoplatanus L.)
 Sommerlinde (Tilia platyphyllos Scop.)
 Str.:
 Roter Hartriegel (Cornus sanguinea L.) K
 Gemeiner Liguster (Ligustrum vulgare L.) K
 Schwarzer Holunder (Sambucus nigra L.)
 Gemeine Waldrebe (Clematis vitalba L.) K
 Kr.:
 Hohe Schlüsselblume (Primula elatior (L.))
 Waldveilchen (Viola bachiana Jord.)
 Brombeere (Rubus fruticosus L.)
 Waldengelwurz (Angelica silvestris L.)
 Goldnessel (Lamium galeobdolon (L.))
 M.:
Schistidium apocarpum L. ap. Hedw. K, S
Encalyptera streptocarpa Hedw. K, S
Thamnum alopecurum (L. ap. Hedw.) K, S
Amblystegium varium (Hedw.) K, S
Hypnum cupressiforme L. ap. Hedw. H
Dicranodontium Denudatum (Brid.) H
Brachythecium velutinum (L. ap. Hedw.) H
Mnium undulatum (L.) H
 d) Wegbereich (Wegränder)
 Kr.:
 Gemeiner Natternkopf (Echium vulgare L.)
 Wiesensalbei (Salvia pratensis L.) K
 Kleinblütige Königskerze (Verbascum thapsus L.)
 Flockenblume (Centaurea spec.)

Abkürzungen

- B.: Baumschicht
 Kr.: Krautschicht
 M.: Moose
 Str.: Strauchschicht
 H: auf Holzteilen
 K: Kalkzeiger
 S: auf Steinen

7.2 L i s t e d e r e r w ä h n t e n F o r m i c i d e n a r t e n

- Subfam.: Nothomyrmecinae
Nothomyrmecia macrops Clark 1934
- Subfam.: Pseudomyrmecinae
Pseudomyrmex elongatus (Mayr 1870)
- Subfam.: Formicinae
- Tribus: Lasiini
Lasius brunneus (Latreille 1798)
Lasius emarginatus (Olivier 1791)
Lasius niger (Linné 1758)
(Chtono-)lasius rabaudi Bondroit 1917
(Chtono-)lasius umbratus Nylander 1846
(Dendro-)lasius fuliginosus (Latreille 1798)
- Tribus: Formicini
(Servi-)formica cinerea Mayr 1853
(Servi-)formica fusca Linné 1758
(Servi-)formica picea Nylander 1846
Formica uralensis Ruzskij 1895
- Subfam.: Ponerinae
Ponera coarctata Latreille 1802
- Subfam.: Myrmicinae
- Tribus: Myrmicini
Myrmica fracticornis Emery 1895
Myrmica laevinodis Nylander 1846
Myrmica ruginodis Nylander 1846
Myrmica rugulosa Nylander 1848
Myrmica scabrinodis Nylander 1846
Myrmica sulcinodis Nylander 1846
- Tribus: Pheidolini
- Subtribus: Stenammini
Stenamma berendti Mayr 1868
Stenamma brevicorne (Mayr 1896)
Stenamma caucasicum (Arnoldi 1975)
Stenamma diecki Emery 1895
Stenamma heathi W.M. Wheeler 1915
Stenamma hirtulum Emery
Stenamma huachuanum Smith 1957

Stenamma impar Forel 1901
Stenamma meridionale Smith 1957
Stenamma occidentale Smith 1957
Stenamma petiolata Emery 1897
Stenamma picetojuglandeti Arnoldi 1975
Stenamma sardoum Emery 1915
Stenamma schmitti (W.M. Wheeler 1903)
Stenamma smithi Cole
Stenamma sogdianum Arnoldi 1975
Stenamma striatula (Emery 1895)
Stenamma ucrainicum Arnoldi
Stenamma wheelerorum Snelling

Subtribus: Pheidolini

Pheidole sitarches Wheeler 1908

Tribus: Myrmecini

Subtribus: Myrmecini

Myrmecina graminicola (Latreille 1802)

Tribus: Solenopsidini

Subtribus: Solenopsidini

Solenopsis saevissima (Forel 1909)

Tribus: Leptothoracini

Leptothorax nylanderi (Förster 1850)

Leptothorax unifasciatus (Latreille 1802)

Mychothorax acervorum (Fabricius 1793)

LEBENS LAUF

Geburtstag und -ort	11. Februar 1958, Kempten
Eltern	Heinz Lawitzky (Studiendirektor a.D.) und Irmgard L., geb. Seitz (Lehrerin a.D.)
Schulbildung	4 Klassen Volksschule 1964-68 9 Klassen Gymnasium 1968-77 (Carl-von-Linde-Gymnasium Kempten, neusprachlicher Zweig)
Studium	1) Chemie (Diplom), WS 1977/78 und SS 1978, Universität München 2) Biologie (Diplom), WS 1978/79 - SS 1980, Universität Regensburg; WS 1980/81 - WS 1984/85, Universität München Studienabschluß mit der Diplom -Haupt Prüfung, 18.3.1985 3) Promotion im Fach Zoologie ab 1.4.1985 Seit 1.3.1986 Tätigkeit als Wissenschaftliche Hilfskraft an der Zoologischen Staatssamm- lung München
Persönliche Verhältnisse	ledig Hauptwohnsitz bei den Eltern Im Steufzgen 28, 8960 Kempten Studienanschrift: c/o Fam. G. Maier, Toemlingerstraße 25, 8000 München 70

